



Naturalis

Repositorio Institucional
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Los Didolodontidae [Mammalia: Ungulatomporpha] del Terciario Sudamericano : Sistemática, origen y evolución

Gelfo, Javier Nicolás

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Pascual, Rosendo

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
2006

Acceso en:
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20120126000040>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

Carrera de Doctorado

Trabajo de tesis presentado para obtener el título
de Doctor en Ciencias Naturales

Los Didolodontidae (Mammalia: Ungulatomorpha) del Terciario Sudamericano. Sistemática, origen y evolución

Doctorando: **Lic. Javier Nicolás Gelfo**

Director: **Prof. Dr. Rosendo Pascual**

TOMO II

2006



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

Carrera de Doctorado

Trabajo de tesis presentado para obtener el título
de Doctor en Ciencias Naturales

Los Didolodontidae (Mammalia: Ungulatomorpha) del Terciario Sudamericano. Sistemática, origen y evolución

Doctorando: **Lic. Javier Nicolás Gelfo**

Director: **Prof. Dr. Rosendo Pascual**

TOMO I

2006

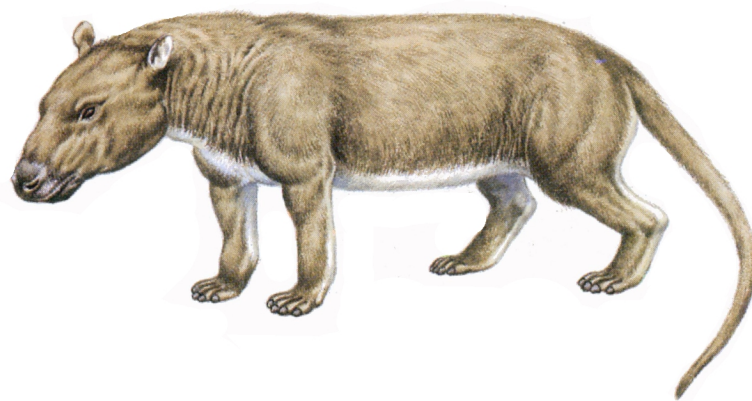
“Quien reconoce la imperfección del propio instrumento de investigación y la tiene en cuenta al discutir sus propias observaciones, está en posición mucho mejor para llegar a la conquista de la verdad que el que proclama la infalibilidad de su propio método.”

William James (1843-1916)

*“No diré que estoy en buen camino, porque la falibilidad es atributo humano;
pero creo estarlo...”*

Florentino Ameghino, Buenos Aires, Diciembre de 1882

Prólogo de Filogenia.



Reconstrucción artística de *Didolodus* según lo imaginó Graham Allen

(tomado de Dixon *et al.*, 1993)

Agradecimientos

Deseo agradecer a diversas personas e instituciones, que facilitaron este trabajo de tesis doctoral. El mismo fue realizado gracias al apoyo brindado por una beca de iniciación de la Universidad Nacional de La Plata (UNLP) y una beca de postgrado tipo II del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

A mis padres, Rosalía E. Sánchez y Mateo M. Gelfo, y mi hermano Lucas R. Gelfo, que acompañaron, toleraron y fomentaron mi temprano interés en la paleontología.

A Luis Rullo, por haberme contagiado su visión de la naturaleza, pero por sobre todo, por su amistad.

A Rosario M. Profeta y Mario Capristo, por el incondicional apoyo que supieron darle a mi vocación.

A Agustín Viñas, por realizar las mejores ilustraciones de este trabajo.

A Mariana Zerboni, quien colaboró con el relevamiento bibliográfico, y al igual que Jesús M. Sánchez, me alentó y motivó en mis estudios.

A mi director de tesis, Rosendo Pascual, por darme la oportunidad de trabajar, aprender y formarme en la Div. de Paleontología de Vertebrados.

Esta tesis le debe mucho de lo que es, a Mariano Bond, quien dirigió mis investigaciones doctorales y discutió conmigo los borradores de todos los capítulos, enriqueciendo este trabajo sustancialmente con sus comentarios.

A la Secretaría de Postgrado de la FCNyM de la UNLP, y en particular a Analía Lanteri, Carolina Acosta Hospitaleche y Mariano Merino, por su buena predisposición.

A los jurados de este trabajo de tesis doctoral, Marcelo Tejedor, Guiomar Vucetich, y Gustavo Scillato-Yané; por haber relegado sus actividades a favor de la lectura de mi tesis y honrarme al aceptar sus designaciones.

A todos los integrantes de la División de Paleontología de Vertebrados, (MLP), quienes conscientes, en algunos casos, e inconscientemente en otros, me dieron la oportunidad de aprender de ellos. En especial a Eduardo P. Tonni, Zulma Brandoni de Gasparini, Claudia Tambussi, Adriana Candela y Alberto Cione, por alentarme en la finalización de mis estudios de grado y en esta tesis en particular. A Francisco J. Goin,

por todos estos años de aprendizaje. A Alfredo Carlini por facilitarme sus equipos fotográficos, su buena predisposición y por sobre todo, tener siempre el mate sin lavar. A Paula Bona y Francisco Prevosti, por su estoico compañerismo en este último año y las útiles discusiones. A Guillermo Lopez, por su permanente apoyo y en particular, por su excelente calidad humana. A Laura Zampatti, Alejandra Abello, Cecilia Deschamps, Juan José Molly, y Marta Fernández.

A Mike Woodburne y Richard Cifelli, por las fructíferas discusiones y la bibliografía suministrada.

A Richard Madden, por los invaluable calcos que me suministrara y las diversas charlas sobre la geología de la Gran Barranca y Mendoza.

A Lilian Bergqvist, por las discusiones sobre los mamíferos de Itaboraí y por su generosa amistad.

A las siguientes instituciones por permitir el acceso a sus colecciones y/o por los préstamos realizados; así como a los investigadores responsables, por facilitarme el estudio de las mismas: American Museum of Natural History, New York (AMNH), y M. McKenna y S. Bell; Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán (IMM), J. Powell; Centro Nacional Patagónico, Paleontología Vertebrados, Chubut (CNP.PV), y M.T. Dozo; Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN), y a J. Bonaparte y A. Kramarz; Museo de La Plata (MLP), M. Reguero. Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata (MMP) A. Dondas; Museu Nacional de Rio de Janeiro (MN) y Deise D.R. Henriques; Muséum national d'Histoire Naturelle, París (MNHN), C. de Muizon; Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew (MPEF) y, E. Ortiz-Jaureguizar y E. Ruiz Gomez; Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), L. P. Bergqvist.

De un modo o de otro, también fueron cómplices del desarrollo de este trabajo, a quienes tengo el placer de denunciar a continuación: Rodolfo Brunet, Valeria Bernal, Carolina Wheeler, Ulyses.F.J. Pardiñas, Leonardo Avilla, Cecilia Morgan, Diego H. Giordano, Juan J. Umbert, Pablo Delgado, Eduardo R. Medina, Sergio Iacobelli, Mariana Tercic, Gabriela Spatari, Gustavo y Diego Buján, Mariano Sargiotti, Ileana Caride, Natalia Volpi, María M. Picasso (madre e hija), María Mercedes "Mecha" Chinetti y Juan Carlos Ferreira.

No hubiera podido escribir este trabajo sin el permanente apoyo, ayuda y comprensión de quien es mi amor, amiga y compañera, Mariana B. J. Picasso, a quien está dedicada esta tesis.

A todos ellos, quienes no necesariamente comparten los puntos de vista aquí planteados, mi más sincero agradecimiento.

ÍNDICE

ABSTRACT.....	1
RESUMEN.....	3
 1.	 5-19
INTRODUCCIÓN.....	5
1.a. Generalidades sobre los	
“Condylarthra”	8
1.b. Antecedentes históricos de los “Condylarthra” de América del Sur	18
y de los Didolodontidae en particular.....	
1.c. Objetivos del presente trabajo.....	20-56
	20
2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	21
2.a. Abreviaturas institucionales.....	33
2.b. Lista de los materiales estudiados	39
2.c. Nomenclatura de los materiales.....	40
2.d. Medidas y descripciones estadísticas.....	43
2.e. Consideraciones sobre el marco geológico.....	49
2.f. Consideraciones metodológicas sobre el análisis filogenético.....	
2.g. Consideraciones sobre los materiales estudiados.....	57-83
	57
3. PROCEDENCIA GEOGRAFICA Y MARCO GEOLÓGICO Y TEMPORAL.....	61
3.a. Introducción.....	72
3.b. Localidades con faunas tiupampenses y peligrenses.....	77
3.c. Localidades con faunas itaboraienses y riochiquenses.....	82
3.d. Localidades con fauna casamayorenses(Vaquense y Barranquense).....	82
3.e. Localidades con fauna mustersenses.....	
3.f. Localidades con fauna deseadenses.....	84-160
	84
4. ANÁLISIS Y DISCUSIÓN DE LOS CARACTERES SELECCIONADOS.....	89
4.a. 4.a. Consideraciones generales.....	94

4.b. 4.b. Caracteres considerados para los premolares superiores.....	119
4.c. 4.c. Caracteres considerados para los molares superiores.....	125
4.d. 4.d. Caracteres de los premolares inferiores.....	147
4.e. 4.e. Caracteres de los molares inferiores.....	149
4.f. 4.f. Otros caracteres craneales.....	
g. 4.g. Caracteres	161-218
postcraneales	161
h.	162
i. 5.	167
RESULTADOS.....	178
j. 5.a. Consideraciones previas del análisis	201
filogenético.....	209
k. 5.b. Análisis filogenético sin pesado de	
caracteres.....	219-350
l. 5.c. Análisis filogenético utilizando pesos	219
implicados.....	222
m. 5.d. La problemática de los	225
Didolodontidae.....	236
n. 5.e. Las relaciones con los	238
Sparnotheriodontidae.....	244
o. 5.f. Taxones anteriormente referidos a los	247
Didolodontidae.....	252
p.	255
q. 6. PALEONTOLOGÍA	262
SISTEMÁTICA.....	272
r. Familia Didolodontidae Scott,	275
1913.....	278
s. <i>Didolodus</i> Ameghino,	280
1897.	282
<i>Didolodus multicuspis</i> Ameghino, 1897.....	286
<i>Didolodus cf. multicuspis</i>	

<i>Didolodus minor</i> Simpson, 1948.....	296
<i>Didolodus</i> sp. nov.....	299
<i>Paulogervaisia</i> Ameghino, 1901.....	300
<i>Paulogervaisia inusta</i> Ameghino, 1901.....	309
<i>Ernestokokenia</i> Ameghino, 1901.....	309
<i>Ernestokokenia nitida</i> Ameghino, 1901.....	319
<i>Ernestokokenia patagonica</i> Ameghino, 1901.....	321
<i>Ernestokokenia yirunhor</i> Simpson, 1935.....	323
<i>Ernestokokenia</i> cf. <i>yirunhor</i>	330
<i>Ernestokokenia chaishoer</i> Simpson, 1935.....	331
<i>Asmithwoodwardia</i> Ameghino, 1901.....	335
<i>Asmithwoodwardia subtrigona</i> Ameghino, 1901.....	336
cf. <i>Asmithwoodwardia</i>	338
<i>Raulvaccia</i> Bonaparte, Van Valen y Kramarz, 1993.....	339
<i>Raulvaccia peligrensis</i> Bonaparte, Van Valen & Kramarz, 1993.....	344
<i>Escribania</i> Bonaparte, Van Valen & Kramartz, 1993.....	344
<i>Escribania chubutensis</i> Bonaparte, Van Valen & Kramartz, 1993.....	348
<i>Escribania</i> sp. nov.....	349
<i>Paulacoutoia</i> Cifelli, 1983.....	
<i>Paulacoutoia protocenica</i> Paula Couto, 1952.....	351-370
<i>Lamegoia</i> Paula Couto, 1952.....	351
<i>Lamegoia conodonta</i> Paula Couto, 1952.....	355
<i>Xesmodon</i> Berg, 1899.....	363
<i>Xesmodon langi</i> Roth, 1899.....	
<i>Salladolodus</i> Soria y Hoffstertter, 1983.....	371-373
<i>Salladolodus deuterotheroides</i> Soria y Hoffstertter, 1983.....	
<i>Megacrodon</i> Roth, 1899	374-392
<i>Megacrodon planus</i> Roth, 1899.....	
? <i>Xesmodon prolixus</i>	393-455
" <i>Lambdaconus</i> " <i>alius</i> Ameghino, 1901.....	393

7. DISCUSIÓN.....	397
7.a. Los Panameriungulata y el origen de los ungulados de América del Sur.....	
7.b. Origen y relaciones de los Didolodontidae.....	397
7.c. Distribución temporal y consideraciones paleobiogeográficas.....	
	401
8. CONCLUSIONES.....	
	406
9. BIBLIOGRAFÍA.....	411-423
	424-455
10. ANEXO.....	424
10.a. Matriz de caracteres.....	430
10.b. Listado de sinapomorfías.....	432
10.b.I. Sinapomorfías del árbol de consenso estricto (L:241)	434
obtenido sin pesos implicados	
10.b.II. Sinapomorfías de uno de los árboles más parsimoniosos	436
(L: 237) obtenidos a través del uso de pesos implicados.....	438
10.b.III. Sinapomorfías del árbol de consenso estricto (L:246)	440
obtenidos a través del uso de pesos implicados.....	442
10.C. Tablas de medidas.....	444
10.d. Láminas.....	446
Lámina 1, 2 y 3: <i>Didolodus multicuspis</i>	442
Lámina 4: <i>Didolodus</i> cf. <i>multicuspis</i>	450
Lámina 5: <i>Didolodus minor</i> y <i>D. sp. nov.</i>	
Lámina 6: <i>Paulogervaisia inusta</i>	452
Lámina 7: <i>Ernestokokenia nitida</i> , <i>E. patagonica</i> , <i>E. yirunhor</i> ,	454
<i>E. chaishoer</i> y <i>E. cf. yirunhor</i>	
Lámina 8: <i>Asmithwoodwardia subtrigona</i>	
Lámina 9: cf. <i>Asmithwoodwardia subtrigona</i>	
Lámina 10: <i>Raulvaccia peligrensis</i>	
Lámina 11: <i>Escribania</i>	
<i>chubutensis</i>	

Lámina 12: <i>Escribania</i> sp. nov.....	
Lámina 13: <i>Paulacoutoia</i> <i>protocenica</i>	
Lámina 14: <i>Lamegoia</i> <i>conodonta</i>	
Lámina 15: <i>Xesmodon</i> <i>langi</i> , <i>Megacrodon</i> <i>planus</i> , ? <i>Xesmodon</i> <i>prolixus</i> , <i>Decaconus</i> <i>lanciformis</i> , <i>Polymorphis</i> <i>lechei</i> y <i>Salladolodus</i> <i>deuterotheroides</i>	
Lámina 16: Astrágalos indeterminados.....	

ABSTRACT

The goal of this Doctoral Dissertation is to contribute to the knowledge of the Tertiary ungulates of South America, particularly through the análisis of the phylogenetic relationships, and the biochronologic, biostratigraphic and paleobiogeographic significance of the Didolodontidae. This group of extinct ungulates is one of the least understood of the South American Paleogene, and consequently its alpha systematics is controversial and have not been studied so far in depth. Currently, the fossil record of the Didolodontidae is restricted to several localities in Argentina, mainly in Patagonia, as well as in Bolivia and Brazil. The didolodontids have been proposed as structural ancestors of several groups of ungulates, particularly the Litopterna.

Here the diagnoses of the known taxa are expanded, unpublished specimens and new species are described, and the validity of *Asmithwoodwardia*, *Didolodus*, *Escribania*, *Ernestokokenia*, *Lamegoia*, *Paulacoutoia*, *Paulogervaisia*, *Raulvaccia*, *Salladolodus*, *Xesmodon*, *Megacrodon* and *Lambdaconus* is analysed. The taxonomy of the didolodontids is examined through phylogenetic analysis based on the principle of parsimony, made with the program "Tree analysis using New Technology" (TNT). The analysis was in turn repeated applying the technique of implied weighting in order to diminish the possible homoplasias and to evaluate the impact of this technique. The relationships of the Didolodontidae with other ungulate groups of South America and "Condylarthra" of North America were analysed. In this regard, a study was performed comparing the anatomy of the taxa included in the didolodontids, ecologically equivalent and better-known forms of South American Tertiary ungulates, and North American "condylarthran" groups. In this study, dental and postcranial characters were chosen and included in the data matrix of 89 characters and 26 taxa that were the basis for the phylogenetic analysis. *Protoungulatum donnae* and the Kollpaniinae Mioclaenidae were considered the outgroup. The study group included the Didolodontidae and the Protolipternidae Litopterna. The results showed the monophyly of the Kollpaniinae for the first time, and clearly displayed the problems within the Didolodontidae. The later family is shown as a natural group only through the analysis of implied weighting, while the Protolipternidae are always monophyletic. The

following taxonomic observations arise from the analysis: (1) *Raulvaccia peligrensis* is not a junior synonym of *Escribania chubutensis*. Both are valid taxa not related to the Mioclaenidae Kollpaniinae, as originally postulated, but to the didolodontids. (2) The validity of the genus *Ernestokokenia*, which has been doubted by previous authors, is confirmed; however one of its species, *Ernestokokenia patagonica*, does not seem to belong to this genus. (3) *Asmithwoodwardia scotti* is not related to *A. subtrigona*, but is a new genus with uncertain affinities. (4) The three recognized species of *Didolodus* are a well supported natural group in all the obtained trees, and differ from remaining taxa.

In addition, based on the phylogenetic proposal, the contribution of the Didolodontidae as a biostratigraphic tool is discussed. Their utility is particularly evident regarding the age of the outcrops relative to the oldest Cenozoic mammals of South America of the Peligran and Tiupampan “Land Mammal Ages”.

In sum, the development of the South American Tertiary mammal fauna is dominated by placental and marsupial groups. In this context, the migration of the most primitive eutherians, the Kollpaniinae Mioclaenidae, to South America, and the early appearance and radiation of the Didolodontidae probably involved a drastic change with respect to the mammal communities known in the Cretaceous. A similar development of the bunodonty shared by certain lineages of Mesozoic mammals and the Didolodontidae suggests that the latter not only diversified into similar niches, but they could have been an important factor of competition.

RESUMEN

La presente tesis doctoral tiene como objetivo contribuir al conocimiento de los “ungulados” del Paleógeno de América del Sur, analizando en particular las relaciones filogenéticas, la importancia biocronológica, bioestratigráfica y paleobiogeográfica de los Didolodontidae. Este grupo de “ungulados” extintos, constituye uno de los más pobremente conocidos del Paleógeno de América del Sur y, por consiguiente, su sistemática es problemática y no ha sido hasta el momento abordada con el detalle necesario. Actualmente el registro fósil de los Didolodontidae se encuentra acotado a diversas localidades de la Argentina, fundamentalmente en Patagonia, Bolivia y Brasil. Los “condilartros” Didolodontidae fueron propuestos como los ancestros estructurales de diversos grupos de “ungulados”, en particular los Litopterna.

En el siguiente trabajo se ampliaron las diagnósicos de los taxones conocidos, se describieron especímenes inéditos, nuevas especies, y se analizó la validez y el alcance de *Asmithwoodwardia*, *Didolodus*, *Escribania*, *Ernestokokenia*, *Lamegoia*, *Paulacoutoia*, *Paulogervaisia*, *Raulvaccia*, *Salladolodus*, *Xesmodon*, *Megacrodon* y *Lambdaconus*. La taxonomía de los didolodóntidos se abordó a través de un análisis filogenético basado en el principio de parsimonia. El mismo fue realizado a través del programa “Tree analysis using New Technology” (TNT). El análisis fue además repetido explorando la técnica de pesos implicados, a fin de disminuir la valoración de las posibles homoplasias y ponderar el impacto de esta técnica. Se analizaron las relaciones de los Didolodontidae con otros grupos de “ungulados” de América del Sur y “Condylarthra” de América del Norte. Para esto se realizó un estudio anatómico comparado de los taxones incluidos en los didolodóntidos y de formas ecológicamente equivalentes y mejor conocidas pertenecientes a “ungulados” del Paleógeno de América del Sur y grupos de “condilartros” de América del Norte. Se relevaron de este modo caracteres dentales y postcraneos, confeccionado una matriz de datos de 89 caracteres y 26 taxones que sirvió de base para el análisis filogenético. En dicho análisis se ha considerado a *Protoungulatum donnae* y los Mioclaenidae Kollpaniinae como grupo externo, y como grupo interno a los Didolodontidae y a los Litopterna Protolipternidae. Los resultados del análisis muestran por primera vez la monofilia de los Kollpaniinae, y exponen claramente la problemática de los Didolodontidae. Éstos se recuperaron como un grupo natural sólo a través del análisis de pesos implicados, mientras que los Protolipternidae aparecieron en todos los casos como monofiléticos. Del análisis se desprenden, entre otras, las siguientes observaciones de índole taxonómica: (1) *Raulvaccia peligrensis* no es sinónimo junior de *Escribania chubutensis*. Ambos constituyen taxones válidos no

vinculados con los Mioclaenidae Kollpaniinae, como originalmente se postuló, sino con los didolodóntidos. (2) Se confirmó la validez del género *Ernestokokenia*, puesta en duda por autores previos. *Ernestokokenia nitida* y *Ernestokokenia chaishoer* conforman un grupo monofilético; sin embargo, las restantes especies, *Ernestokokenia patagonica* y *Ernestokokenia yirunhor*, no se encuentran bien fundamentadas y podrían no corresponder a dicho género. (3) *Asmithwoodwardia scotti* no guarda relación con *Asmithwoodwardia subtrigona* y constituye un nuevo género de afinidades inciertas. (4) Las tres especies de *Didolodus* reconocidas constituyen en todos los árboles obtenidos un grupo natural bien sustentado y diferenciado del resto de los taxones.

Por otra parte, y sobre la base de la propuesta filogenética planteada, se discutió el aporte de los Didolodontidae como herramienta bioestratigráfica. Su utilidad es evidente en particular con referencia a la antigüedad relativa de los afloramientos con mamíferos cenozoicos más antiguos de América del Sur correspondientes a las “Edades Mamífero” Peligrense y Tiupampense.

A modo de síntesis general, puede afirmarse que el desarrollo de la mastofauna del Cenozoico sudamericano se encuentra dominada por grupos de mamíferos placentarios y marsupiales. En este contexto, el ingreso a América del Sur de los más primitivos euterios, los Mioclaenidae Kollpaniinae, y la temprana diferenciación y radiación de los didolodóntidos presupone un cambio drástico, aunque no abrupto, respecto de las comunidades de mamíferos conocidas del Cretácico. Esto constituye la finalización del denominado Episodio Gondwánico y el comienzo del Episodio Sudamericano. Un desarrollo similar de la bunodoncia entre ciertos linajes de mamíferos mesozoicos, tales como los Dryolestida y los Didolodontidae, parecen indicar que estos últimos no solo se diversificaron sobre nichos similares, sino que pudieron haber constituido un importante factor de competencia.

ABSTRACT

The goal of this Doctoral Dissertation is to contribute to the knowledge of the Tertiary ungulates of South America, particularly through the análisis of the phylogenetic relationships, and the biochronologic, biostratigraphic and paleobiogeographic significance of the Didolodontidae. This group of extinct ungulates is one of the least understood of the South American Paleogene, and consequently its alpha systematics is controversial and have not been studied so far in depth. Currently, the fossil record of the Didolodontidae is restricted to several localities in Argentina, mainly in Patagonia, as well as in Bolivia and Brazil. The didolodontids have been proposed as structural ancestors of several groups of ungulates, particularly the Litopterna.

Here the diagnoses of the known taxa are expanded, unpublished specimens and new species are described, and the validity of *Asmithwoodwardia*, *Didolodus*, *Escribania*, *Ernestokokenia*, *Lamegoia*, *Paulacoutoia*, *Paulogervaisia*, *Raulvaccia*, *Salladolodus*, *Xesmodon*, *Megacrodon* and *Lambdaconus* is analysed. The taxonomy of the didolodontids is examined through phylogenetic analysis based on the principle of parsimony, made with the program "Tree analysis using New Technology" (TNT). The analysis was in turn repeated applying the technique of implied weighting in order to diminish the possible homoplasias and to evaluate the impact of this technique. The relationships of the Didolodontidae with other ungulate groups of South America and "Condylarthra" of North America were analysed. In this regard, a study was performed comparing the anatomy of the taxa included in the didolodontids, ecologically equivalent and better-known forms of South American Tertiary ungulates, and North American "condylarthran" groups. In this study, dental and postcranial characters were chosen and included in the data matrix of 89 characters and 26 taxa that were the basis for the phylogenetic analysis. *Protoungulatum donnae* and the Kollpaniinae Mioclaenidae were considered the outgroup. The study group included the Didolodontidae and the Protolipternidae Litopterna. The results showed the monophyly of the Kollpaniinae for the first time, and clearly displayed the problems within the Didolodontidae. The later family is shown as a natural group only through the analysis of implied weighting, while the Protolipternidae are always monophyletic. The

following taxonomic observations arise from the analysis: (1) *Raulvaccia peligrensis* is not a junior synonym of *Escribania chubutensis*. Both are valid taxa not related to the Mioclaenidae Kollpaniinae, as originally postulated, but to the didolodontids. (2) The validity of the genus *Ernestokokenia*, which has been doubted by previous authors, is confirmed; however one of its species, *Ernestokokenia patagonica*, does not seem to belong to this genus. (3) *Asmithwoodwardia scotti* is not related to *A. subtrigona*, but is a new genus with uncertain affinities. (4) The three recognized species of *Didolodus* are a well supported natural group in all the obtained trees, and differ from remaining taxa.

In addition, based on the phylogenetic proposal, the contribution of the Didolodontidae as a biostratigraphic tool is discussed. Their utility is particularly evident regarding the age of the outcrops relative to the oldest Cenozoic mammals of South America of the Peligran and Tiupampan “Land Mammal Ages”.

In sum, the development of the South American Tertiary mammal fauna is dominated by placental and marsupial groups. In this context, the migration of the most primitive eutherians, the Kollpaniinae Mioclaenidae, to South America, and the early appearance and radiation of the Didolodontidae probably involved a drastic change with respect to the mammal communities known in the Cretaceous. A similar development of the bunodonty shared by certain lineages of Mesozoic mammals and the Didolodontidae suggests that the latter not only diversified into similar niches, but they could have been an important factor of competition.

RESUMEN

La presente tesis doctoral tiene como objetivo contribuir al conocimiento de los “ungulados” del Paleógeno de América del Sur, analizando en particular las relaciones filogenéticas, la importancia biocronológica, bioestratigráfica y paleobiogeográfica de los Didolodontidae. Este grupo de “ungulados” extintos, constituye uno de los más pobremente conocidos del Paleógeno de América del Sur y, por consiguiente, su sistemática es problemática y no ha sido hasta el momento abordada con el detalle necesario. Actualmente el registro fósil de los Didolodontidae se encuentra acotado a diversas localidades de la Argentina, fundamentalmente en Patagonia, Bolivia y Brasil. Los “condilartros” Didolodontidae fueron propuestos como los ancestros estructurales de diversos grupos de “ungulados”, en particular los Litopterna.

En el siguiente trabajo se ampliaron las diagnósis de los taxones conocidos, se describieron especímenes inéditos, nuevas especies, y se analizó la validez y el alcance de *Asmithwoodwardia*, *Didolodus*, *Escribania*, *Ernestokokenia*, *Lamegoia*, *Paulacoutoia*, *Paulogervaisia*, *Raulvaccia*, *Salladolodus*, *Xesmodon*, *Megacrodon* y *Lambdaconus*. La taxonomía de los didolodóntidos se abordó a través de un análisis filogenético basado en el principio de parsimonia. El mismo fue realizado a través del programa “Tree analysis using New Technology” (TNT). El análisis fue además repetido explorando la técnica de pesos implicados, a fin de disminuir la valoración de las posibles homoplasias y ponderar el impacto de esta técnica. Se analizaron las relaciones de los Didolodontidae con otros grupos de “ungulados” de América del Sur y “Condylarthra” de América del Norte. Para esto se realizó un estudio anatómico comparado de los taxones incluidos en los didolodóntidos y de formas ecológicamente equivalentes y mejor conocidas pertenecientes a “ungulados” del Paleógeno de América del Sur y grupos de “condilartros” de América del Norte. Se relevaron de este modo caracteres dentales y postcraneos, confeccionado una matriz de datos de 89 caracteres y 26 taxones que sirvió de base para el análisis filogenético. En dicho análisis se ha considerado a *Protoungulatum donnae* y los Mioclaenidae Kollpaniinae como grupo externo, y como grupo interno a los Didolodontidae y a los Litopterna Protolipternidae. Los resultados del análisis muestran por primera vez la monofilia de los Kollpaniinae, y exponen claramente la problemática de los Didolodontidae. Éstos se recuperaron como un grupo natural sólo a través del análisis de pesos implicados, mientras que los Protolipternidae aparecieron en todos los casos como monofiléticos. Del análisis se desprenden, entre otras, las siguientes observaciones de índole taxonómica: (1) *Raulvaccia peligrensis* no es sinónimo junior de *Escribania chubutensis*. Ambos constituyen taxones válidos no

vinculados con los Mioclaenidae Kollpaniinae, como originalmente se postuló, sino con los didolodóntidos. (2) Se confirmó la validez del género *Ernestokokenia*, puesta en duda por autores previos. *Ernestokokenia nitida* y *Ernestokokenia chaishoer* conforman un grupo monofilético; sin embargo, las restantes especies, *Ernestokokenia patagonica* y *Ernestokokenia yirunhor*, no se encuentran bien fundamentadas y podrían no corresponder a dicho género. (3) *Asmithwoodwardia scotti* no guarda relación con *Asmithwoodwardia subtrigona* y constituye un nuevo género de afinidades inciertas. (4) Las tres especies de *Didolodus* reconocidas constituyen en todos los árboles obtenidos un grupo natural bien sustentado y diferenciado del resto de los taxones.

Por otra parte, y sobre la base de la propuesta filogenética planteada, se discutió el aporte de los Didolodontidae como herramienta bioestratigráfica. Su utilidad es evidente en particular con referencia a la antigüedad relativa de los afloramientos con mamíferos cenozoicos más antiguos de América del Sur correspondientes a las “Edades Mamífero” Peligrense y Tiupampense.

A modo de síntesis general, puede afirmarse que el desarrollo de la mastofauna del Cenozoico sudamericano se encuentra dominada por grupos de mamíferos placentarios y marsupiales. En este contexto, el ingreso a América del Sur de los más primitivos euterios, los Mioclaenidae Kollpaniinae, y la temprana diferenciación y radiación de los didolodóntidos presupone un cambio drástico, aunque no abrupto, respecto de las comunidades de mamíferos conocidas del Cretácico. Esto constituye la finalización del denominado Episodio Gondwánico y el comienzo del Episodio Sudamericano. Un desarrollo similar de la bunodoncia entre ciertos linajes de mamíferos mesozoicos, tales como los Dryolestida y los Didolodontidae, parecen indicar que estos últimos no solo se diversificaron sobre nichos similares, sino que pudieron haber constituido un importante factor de competencia.

1. INTRODUCCIÓN

1.a. Generalidades sobre los “Condylarthra”

Los “condilartros” constituyen el grupo taxonómicamente más diverso y numéricamente más abundante de mamíferos euterios en el Paleoceno. En América del Norte, en el lapso comprendido entre las edades Puerquense al Torrejoniense (Paleoceno Temprano), conforman más de la mitad de las especies conocidas de mamíferos (Archibald, 1983). Su amplia distribución geográfica los convierte en herramientas potenciales para poner a prueba distintas hipótesis relacionadas con la tectónica de placas; sin embargo, la incertidumbre en cuanto a sus relaciones filogenéticas y la posibilidad de que muchas de sus formas hayan en realidad evolucionado convergentemente, ha limitado su utilidad. Los “condilartros” de América del Norte, por ejemplo, habrían ingresado a Sudamérica en algún momento del Cretácico tardío o el Terciario Temprano (Simpson, 1978), posiblemente a través de alguno de los puentes intercontinentales surgidos en ese momento entre Laurasia y Gondwana en el actual Caribe (Iturralde - Vinent y MacPhee, 1999).

La diversidad de “condilartros” declina de manera considerable a partir del Paleoceno medio, aunque no siempre en cuanto a la abundancia relativa, y finalmente desaparecen a finales del Eoceno. Los registros más modernos referidos a los “condilartros” revisten generalmente un carácter dudoso o han sido posteriormente reasignados a otros grupos¹. Entre los registros más modernos, por ejemplo *Epapheliscus italicus* Van Valen, 1966 del Oligoceno Temprano de Monte Viale, en Italia, considerado originalmente como un Procreodi (Dal Piaz, 1930) y reasignado por Van Valen (1966), requiere una revisión más exhaustiva, tanto de su identidad taxonómica como de su antigüedad. Al menos un taxón de América del Sur, *Salladolodus deuterotheroides* (Soria y Hoffstetter, 1983), de los afloramientos del Oligoceno Superior de Salla en Bolivia, no ha sido referido a otro grupo de “ungulados” y correspondería a uno de los registros más modernos de un “Condylarthra” Didolodontidae.

¹ Ver más adelante los comentarios en relación a los taxones sudamericanos referidos originalmente a “Condylarthra” y considerados luego como Litopterna.

La desaparición de los “Condylarthra” constituye en realidad una pseudo extinción, ya que la mayoría de los grupos reunidos bajo este nombre han dado lugar a una variada diversidad de grupos, tanto extintos como vivientes. Entre estos últimos se cuentan los Perissodactyla, Artiodactyla y Cetacea (e.g.: Gatesy y O’ Leary, 2001). Por tal motivo, una de las peculiaridades de esta agrupación ha sido su carácter cuanto menos parafilético. De este modo, la utilización del término “Condylarthra” como referencia a una categoría natural o a una unidad monofilética presenta inconvenientes.

El término “Condylarthra” fue propuesto por Cope (1881) como una subdivisión dentro de los Perissodactyla, a fin de incluir un conjunto de mamíferos con dentición generalizada y arcaica, que correspondía a los taxa *Phenacodus*, *Tetraclaenodon*, *Anisonchus*, *Periptychus* y *Mioclaenus*. Sin embargo, posteriormente los removi6 de los modernos perisodáctilos debido a las diferencias en la estructura pedal (Cope, 1884), estableciendo de este modo la visión tradicional y paradigmática de los “Condylarthra” como el tax6n arquetípico de los “ungulados”, en el cual incluy6 taxones reunidos actualmente en los Phenacodontidae, Periptychidae, Hyopsodontidae, Arctocyonidae, Taeniodonta y Artiodactyla. A trav6s del tiempo, el concepto de “Condylarthra” se ampli6 considerablemente incluyendo en diversas circunstancias Didolodontidae, Pantodonta, Tillodonta, Pentacodontidae, e incluso *Deltatheridium*. Por tal motivo, como categorí taxon6mica “Condylarthra” solo constituirí un grupo monofilético si fuera sin6nimo de Ungulata (= Granorden Ungulata *sensu* Mckenna y Bell, 1997), o siguiendo la extensi6n original de Cope (1884) sin6nimo de Eutheria (= Cohorte Placentalia *sensu* Mckenna y Bell, 1997) (Prothero *et al.*, 1988). La opci6n de abandonar la utilizaci6n del t6rmino “Condylarthra” en la taxonomía formal ha sido fundamentada en diversas oportunidades. Prothero *et al.* (1988) consideraron que la ponderaci6n excesiva de los caracteres primitivos, compartidos por las formas reunidas en este grupo, ha opacado la presencia de caracteres derivados que permitirían establecer verdaderas afinidades con “ungulados” m6s modernos. Incluso dentro de los caracteres considerados como primitivos se han homogeneizado importantes diferencias entre distintos linajes de “ungulados”. En efecto la consideraci6n unificada de arctoci6nidos, fenacod6ntidos y

periprímidos, solo por nombrar algunos de ellos, enmascara diferencias morfológicas e incluso paleoecológicas significativas.

Los “condilartros” han sido vistos como un grado evolutivo de mamíferos con características primitivas comunes del cual se originan la mayoría de los “ungulados”, tanto extintos como vivientes (Van Valen, 1978). De este modo, algunos autores retuvieron formalmente la categoría “Condylarthra” en el rango de orden. Van Valen (1978) consideró que los condilartros constituyen un grupo adaptativamente unificado, justificando así su clasificación conjunta. Sin embargo, existen importantes diferencias, por ejemplo entre formas omnívoras como *Arctocyon* y un herbívoro especializado con dientes selenodontes como *Meniscotherium* (Prothero *et al.*, 1988), o comparando el diminuto insectívoro *Oxyacodon*, que tiene un pequeño cráneo de no más de diez centímetros, con el mesoníquido de gran tamaño *Andrewsarchus*, de hábitos carnívoros (Archibald, 1998). Una crítica importante a la visión de “grupo adaptativamente unificado” radica en la necesidad de que los planteos adaptativos y ecológicos estén precedidos por alguna hipótesis sobre las relaciones filogenéticas, a fin de no ponderar como consecuencia de la acción selectiva alguna característica que podría ser consecuencia de un “*constraint*” (Gould, 1989; Sansom, 2003).

McKenna (1975) y McKenna y Bell (1997) retuvieron como categoría taxonómica el orden Condylarthra, pero en una extensión acotada. En efecto, reubicaron muchos de estos taxones en otros órdenes con los cuales se presume que comparten un ancestro en común. Sin embargo, incluyeron a los Didolodontidae entre los Condylarthra y, en consecuencia, este taxón no constituye un grupo natural. La utilización de “Condylarthra” como categoría contrasta con la opinión más extrema, según la cual el término debe ser abandonado totalmente debido a la gran cantidad de connotaciones erróneas que ha generado. La más importante, sin lugar a dudas, es la utilización del término como una “bolsa de gatos” para ubicar taxones cuyas características primitivas dificultan el esclarecimiento de sus relaciones filogenéticas (Cifelli, 1982a; Prothero *et al.*, 1988; Archibald, 1998).

Si bien es cierto que esta problemática excede en mucho el presente trabajo, en concordancia con la línea argumental presentada precedentemente, se adhiere al

abandono del término formal Condylarthra. Las referencias a dicho grupo entre comillas² “Condylarthra” hace referencia a una taxón no-monofilético, y es empleado en este trabajo de modo descriptivo al igual que su castellanización, o en el sentido brindado por Archibald (1998) a “*archaic ungulate*”. Si bien Archibald considera “arcaico” en el sentido “...*geochronologically older fossil taxa that are generally the more basally splitting clades within the presumably monophyletic taxon Ungulata*” (Archibald, 1998 p.: 293) y no lo utiliza en referencia a la presencia de caracteres primitivos, parece ser preferible la utilización de los términos “Condylarthra” o “condilartros” por dos motivos. En primer término su uso le brinda al lector no especializado un marco familiar de referencia, con la salvedad de que no es monofilético. En segundo lugar los escasos análisis filogenéticos donde se han incluido a los Didolodontidae, con un enfoque cladístico, han considerado los caracteres como ordenados, definiendo una polaridad *a priori* para los mismos, sobre la base de comparaciones y muchas veces preconceptos de lo que debería corresponder a un estado primitivo. Si bien muchas de estas observaciones parecen ser correctas, en el presente trabajo se ha utilizado un enfoque distinto, considerando para el análisis filogenético los caracteres como no ordenados. Por tal motivo, la utilización de “ungulados arcaicos” o primitivos podría resultar confusa al momento de discutir los caracteres.

1.b. Antecedentes históricos de los “Condylarthra” de América del Sur y de los Didolodontidae en particular

Ameghino (1897) describió, en su segunda contribución al conocimiento de la fauna mastozoológica de las capas con restos de “*Pyrotherium*”, las que consideró de antigüedad cretácica³, un nuevo género y especie, *Didolodus multicuspis*, el primero de una larga lista referidos a los “Condylarthra” Phenacodontidae. Sin embargo, destacó en sus comparaciones que por la sencillez de sus premolares este género pertenecería a los Periptychidae (*sic*), pero el contorno y el desarrollo de sus molares lo acercan a los

² Una discusión sobre esta convención puede encontrarse en Gauthier *et al.* (1998).

³ Actualmente considerada como SALMA Deseadense (Oligoceno Tardío), ver figura 3.a.III

fenacodóntidos. Además, creó *Properptychus argentinus* basándose en un resto proveniente de su “Formación Guaranítica” del Río Paraná, el cual refiere a los “condilartros” Peripitychidae de América del Norte. Este último taxón fue posteriormente reestudiado y considerado como un Phocidae del Mioceno Superior (Muizon y Bond, 1982).

Ameghino (1901) creó nuevos taxones a partir de restos provenientes de la parte superior de las capas con *Notostylops*⁴ de Patagonia. Entre estos, refirió a los Phenacodontidae las siguientes especies: *Didolodus crassiscuspis*, *Lambdaconus mamma*, *Lambdaconus porcus*, *Lambdaconus alius*, *Enneoconus parvidens* y *Lonchoconus lanceolatus*. Además, incluyó dos nuevas especies a las que refirió directamente a géneros de América del Norte: *Euprotogonia patagonica* y *Euprotogonia trigonalis*. Sin embargo, posteriormente indicó que tratándose de animales que han vivido en regiones tan apartadas y en épocas tan distintas es casi seguro que deberían corresponder a géneros distintos, y refirió los mencionados taxones a *Notoprotogonia patagonica* y *Notoprotogonia trigonalis* (Ameghino, 1904a).

También de las capas con *Notostylops* describió tres nuevos géneros: *Asmithwoodwardia*, con *A. subtrigona*; *Ernestokokenia* con *E. nitida* y *E. marginata*; y *Selenoconus*, con *S. centralis* y *S. agilis* (Ameghino, 1901). De las más modernas capas con *Astraponotus* dio a conocer otro “fenacodóntido” (*sic*): *Decaconus intricatus*. Uno de los datos más interesantes del mencionado trabajo es que Ameghino (1901) asignó muchos taxones a los “condilartros” Meniscotheriidae, a quienes consideró antecesores de los Litopterna. Estos taxones fueron posteriormente descriptos como Litopterna (Simpson, 1948). Como será discutido en la presente contribución, trabajos posteriores volvieron a considerar a algunas de estas formas como “condilartros”. Tal es el caso de *Victorlemoinea*, (Cifelli, 1983a, b, 1993; Bergqvist, 1996)⁵ interpretado como un “condilartro” no didolodóntido, sobre la base de la reasociación de elementos postcraneales y dentales.

Los Pyrotheria fueron considerados por Ameghino (1901) como Proboscidea, refiriendo entre ellos a *Paulogervaisia inusta* y *P. celata* (= *P. coelata* de Ameghino

⁴ Actualmente considerada como SALMA Casamayorensis (Eoceno Medio) ver figura 3.a.III

⁵ Ver la sección 6.b.Las relaciones con los Sparnotheriodontidae.

1900-1903). Este último posteriormente fue postulado como ancestro directo del proboscideo basal *Moeritherium* (*sic*) (Ameghino, 1902b).

Ameghino (1902a) volvió a referirse a los “condilartros” sudamericanos al crear *Didolodus colligatus*, así como un nuevo género y especie, *Nephacodus latigonus* ambos asignados a los Phenacodontidae y provenientes de las capas con *Notostylops*. Posteriormente, consideró sustanciales las diferencias de *D. colligatus* y creó un nuevo género para este taxón: *Cephanodus* (Ameghino, 1902b). También incorporó a los fenacodóntidos un taxón de las denominadas “capas con *Pyrotherium*”, *Caliphrium simplex*, al cual había referido con anterioridad a los Proterotheriidae (Ameghino, 1895) y que posteriormente fue considerado como un Macraucheniidae (McKenna y Bell, 1997). Ameghino (1902a) creó una nueva familia de “condilartros”, Selenoconidae, a los que postuló como transición entre los fenacodóntidos y los meniscoterios, y en la que incluyó a *Selenoconus spiculatus* proveniente de las capas con *Notostylops*. Anteriormente había considerado a *Selenoconus centralis* como una transición entre “los Primatos más inferiores, los Condilartros y los Protoungulados” (Ameghino, 1901). La familia Selenoconidae y el género *Selenoconus* fueron considerados posteriormente como Notoungulata, sinónimos junior de Henricosbornidae y *Henricosbornia lophodonta*, respectivamente (Simpson, 1948).

En un trabajo de síntesis, Ameghino (1906) agrupó dentro de los Condylarthra de Patagonia a las familias Pantostylopidae, Catathlaeidae, Pantolambdidae, Arctocyonidae?, y refirió los géneros *Nephacodus*, *Cephanodus*, *Asmithwoodwardia*, *Protogonia*, *Lambdaconus*, *Enneoconus*, *Lonchoconus*, *Ernestokokenia* y *Didolodus*, a una familia de “condilartros” holárticos: Phenacodontidae.

Osborn (1910) reconoció a los géneros de Ameghino *Didolodus*, *Notoprotogonia*, *Lambdaconus* y *Proëctocion* (error tipográfico) como un grupo de “Condylarthra” pero de una ubicación familiar incierta. Gregory (1910) los consideró como condilartros dudosos, sugiriendo que podrían corresponder al nexo entre estos últimos y los más derivados Notoungulata.

La visión actual de los didolodóntidos como grupo autóctono comienza a plasmarse con Scott (1913) quien reunió estos géneros en la nueva familia, Didolodidae (*sic*), y la ubicó dentro de los Litopterna, pero caracterizándola como un grupo de

"formas condilartras". Schlosser (1923) reemplazó el nombre de la familia Didolodidae por el inválido Bunolipternidae, sin modificar la posición sistemática suprafamiliar propuesta por Scott, pero aventurándose a explicitar que los Lipterna eran un conjunto derivado de los "condilartros" norteamericanos. Simpson (1934) enmendó la familia Didolodidae como Didolodontidae, y la ubicó dentro de los "Condylarthra", enfatizando las relaciones que estas formas guardaban con otros "ungulados" del Paleógeno de América del Sur. Posteriormente, creó dos nuevas especies de *Ernestokokenia*, *E. yirunhor* y *E. chaishoer*, provenientes de la Formación Río Chico, en la provincia de Chubut (Simpson, 1935a). La primera de estas especies fue fundamentada en especímenes colectados en la localidad de Cañadón Hondo y la segunda sobre la base de restos de la localidad de Bajo de la Palangana, pertenecientes a la colección Feruglio.

Simpson (1948 y 1967a) en la revisión más importante realizada en referencia a los taxones descritos por Ameghino, reconoció una única familia de "condilartros" sudamericanos, Didolodontidae, en la cual incluyó como válidos los géneros *Didolodus*, *Argyrolambda*, *Paulogervasia*, *Proectocion*, *Enneoconus*, *Asmithwoodwardia*, *Ernestokokenia*, y *Archaeohyracotherium*. En estos trabajos sinonimizó numerosos taxones, y sentó las bases de posteriores revisiones. Sobre la base de nuevos materiales creó *Didolodus minor*, al cual continúa describiendo en estudios posteriores (Simpson, 1970). En la visión de Simpson (1948), los Lipterna constituyeron "condilartros" que radiaron a partir de los didolodóntidos y sobrevivieron en Sudamérica durante el Paleógeno, cuando estas formas ya se habían extinguido en el resto de los continentes.

Simpson (1945) consideró también las relaciones de una serie de géneros problemáticos con estrechas afinidades con los didolodóntidos debido a sus rasgos bunodontes, a los que clasificó como Proterotheriidae Polymorphinae, grupo que no trató explícitamente en su revisión posterior pero que continuó considerando como Proterotheriidae (Simpson, 1948). En él consideraba a *Wainka*, *Josepholeidia*, *Ricardolydekkeria*, *Guiliemofloweria*, *Anisolambda*, *Polymorphis*, *Megacrodon*, *Xesmodon*, *Polyacrodon*, *Decaconus*, y *Protheosodon*. Pascual (1965) consideró ya el carácter artificial de este agrupamiento, consideraciones que fueron ampliadas por

Odreman Rivas (1969) al rediagnosticar los Polymorphinae y restringirlos a los taxones mustersenses *Polymorphis* y *Heteroglyphis*. Además, consideró a *Protheosodon* y *Xesmodon* como “condilartros”, y discutió las afinidades de las especies referidas a *Polymorphis*, determinando que el tipo de *Polymorphis alius* (MACN 10893) podría corresponder en realidad a la dentición inferior de *Xesmodon*. Fundamentó esta asignación en la presencia de caracteres que consideró “condilartroides”, tales como dientes más braquiodontes y bunodontes (Odreman Rivas, 1969). Sin embargo, no los vinculó explícitamente a los Didolodontidae. Soria (1981) apoyó las opiniones de Odreman Rivas (1969), pero en trabajos posteriores solo incluyó entre los “condilartros” a *Xesmodon*, relegando *Protheosodon* a la familia Anisolambdidae (Soria, 2001). Esta última fue considerada por Cifelli (1983a) como una subfamilia de los Protheroheriidae, Anisolambdinae, dándole una extensión similar aunque incluyendo en ella tanto a *Protheosodon* como a *Xesmodon*.

Paula Couto (1952a) describió diversos Litopterna, Xenungulata, Astrapotheria y “Condylarthra” del Paleoceno, provenientes de las fisuras de relleno de São José de Itaboraí, en el Estado de Rio de Janeiro, en Brasil. Esto no solo amplió sustancialmente el rango de distribución geográfica de la familia, sino que sentó las bases para comparar el desarrollo de faunas similares en distintas latitudes. El autor consideró como géneros válidos de Didolodontidae a *Didolodus*, *Paulogervaisia*, *Proectocion* y *Enneoconus*, y adicionó cuatro nuevas especies, tres para géneros ya reconocidos en Patagonia: *Ernestokokenia protocenica*, *Ernestokokenia parayirunhor* y *Asmithwoodwardia scotti*, además de un taxón endémico, *Lamegoia conodonta*. Paula Couto (1952a) refirió todas las especies de “condilartros” a los Didolodontidae, pero reubicó a *Asmithwoodwardia* en la familia Hyopsodontidae. Si bien errónea, esta opinión constituyó el primer reconocimiento formal, luego de Ameghino, del estrecho vínculo entre los “Condylarthra” sudamericanos y una familia laurásica. Su opinión sobre *Asmithwoodwardia* fue luego revertida ubicándolo nuevamente entre los Didolodontidae (Paula Couto, 1978) pero aclarando que la extensión de esta familia “É como que um ‘cul-de-sac’, um ‘waste-basket’, onde se colocam todos os ungulados sul-americanos

primitivos, tidos como de afinidades mais aproximadas com os Condylarthra” (Paula Couto, 1978, p.: 215)

McKenna, (1956) describió *Megadolodus molariformis*, del Mioceno medio de La Venta en Colombia, como un Didolodontidae. Este registro ampliaba sustancialmente el biocrón de los “Condylarthra”, lo cual fue interpretado como un ejemplo de la tendencia de taxones primitivos a sobrevivir en los trópicos. Además, en oposición a la primer postura de Paula Couto (1952a) que vinculaba a *Asmithwoodwardia* con los hiopsodóntidos holárticos, McKenna diferenció dos linajes dentro del conjunto de géneros incluidos en los Didolodontidae. Por un lado, los géneros *Didolodus*, *Lamegoia*, *Paulogervasia*, *Proectocion*, y por el otro un linaje representado por *Ernestokokenia*, *Asmithwoodwardia* y *Megadolodus*. Consideró que estos tres últimos géneros o bien deberían corresponder a Hyopsodontidae avanzados, o se tratarían de didolodóntidos convergentes en cierto grado con los distantes hiopsodóntidos del Hemisferio Norte.

Pascual (1965) incorporó con dudas a un nuevo taxón patagónico, *Oxybunotherium praecursor*, sobre la base de un fragmento mandibular con dos molariformes, al que consideró como un ?Didolodontidae conjuntamente con *Polymorphis lechei*. *Oxybunotherium* fue referido por McKenna (1981) a los Litopterna Proterotheriidae, y posteriormente considerado como un sinónimo junior de *Proectocion*, cuya dentición inferior no era conocida (comentario de Soria a Cifelli, 1983a; Soria, 2001).

Un taxón problemático, *Perutherium altiplanense* de la localidad de Laguna Umayo, en Perú, considerada originalmente como Cretácico Tardío, fue referido por diversos autores a distintas familias de condilartros, entre ellas los Didolodontidae (Tedford, 1974 en: Cifelli, 1983a). Sin embargo, su ubicación sistemática es dudosa, y la edad actual de la localidad es considerada como Paleocena (Sigé *et al.*, 2004). Hoffstetter (1981) cuestionó la ubicación sistemática de este taxón, incluso su pertenencia a los mamíferos euterios, mientras que otros autores lo desvincularon de los didolodóntidos y lo refirieron al orden Notoungulata (Marshall *et al.*, 1983; Sigé *et al.*, 2004).

Van Valen (1978) consideró a los Didolodontidae como “Condylarthra” derivados de una radiación de los arctocionidos Loxolophinae, vinculados en particular a

Desmatoclaenus, del Paleoceno Temprano de América del Norte. En una visión de extrema simplificación, solo reconoció como válidos a dos géneros: *Asmithwoodwardia*, considerado como sinónimo senior de *Ernestokokenia* y *Archaeohyaotherium*, y a *Didolodus* sinónimo senior de *Paulogervaisia*, *Enneoconus* y *Argyrolambda*.

En un resumen de una comunicación que desafortunadamente no ha tenido difusión entre los autores posteriores, ni se ha visto plasmado en un trabajo mayor, Soria (1982a) planteó la reasignación de las especies *Ernestokokenia chaishoer* y *E. yirunhor* al género *Enneoconus*, puesto que consideró que las diferencias entre *Didolodus* y *Ernestokokenia* reconocidas por McKenna (1956) respondían en efecto a dos linajes definidos de la familia Didolodontidae. Este criterio no se convalida en el presente trabajo donde se interpreta que *Enneoconus* constituye en realidad la dentición superior de *Ernestokokenia nitida*.

El registro más moderno de los didolodóntidos, hasta el presente aceptado, aunque con ciertas reservas (MacFadden *et al.*, 1985), fue dado a conocer por Soria y Hoffstetter (1983), quienes describieron a *Salladolodus deuterotheroides* para el Oligoceno Tardío de la localidad de Salla, en Bolivia. Los autores destacaron sus claras afinidades con el Proterotheriidae *Deuterotherium disticum*, pero aún así lo consideraron perteneciente a los “condilartros” sudamericanos del denominado “grupo *Ernestokokenia*”. Este es uno de los taxones muchas veces ignorado por los escasos análisis de autores posteriores, y solo mencionado sucintamente por McKenna y Bell (1997) y Soria (2001) como un Didolodontidae, por MacFadden *et al.* (1985) como un ? Condylarthra o Litopterna, y por Cifelli y Villarroel (1997) como un dudoso didolodóntido.

Cifelli (1983a, b) a partir de dos especies de *Ernestokokenia* descriptas para Itaboraí (Paula Couto, 1952), creó los géneros *Paulacoutoia* (= *Ernestokokenia protocenica*) y *Miguelsoria* (= *Erenestokokenia parayirunhor*), y además describió un nuevo taxón: *Protolipterna ellipsodontoides*. Este último está bien representado en las fisuras de relleno de Itaboraí, con una dentición bunodonte y braquiodonte. Cifelli (1983b) reasoció elementos tarsales “litopternoides” a restos dentales de *Miguelsoria* y *Protolipterna*, y por consiguiente los ubicó conjuntamente con *Asmithwoodwardia* dentro del orden Litopterna en la nueva familia Protolipternidae (Cifelli, 1983a) considerado originalmente como un plesión. De estas asignaciones *Asmithwoodwardia* constituye la

peor fundamentada y se pone en duda en el presente trabajo. La ausencia de hipocono en el M3 fue el criterio utilizado como el carácter para excluir este taxón de los Didolodontidae. Sin embargo, el autor sustenta sus observaciones sólo en *Asmithwoodwardia scotti*.

Desafortunadamente, Cifelli (1983a) no incluyó la totalidad de los taxones referidos a los Didolodontidae en lo que constituye el primer análisis cladístico realizado para este grupo. No obstante en su listado de los Didolodontidae reconoció a los géneros *Didolodus*, *Paulogervaisia*, *Enneoconus*, *Ernestokokenia*, *Archaeohyracotherium*, *Lamegoia*, *Paulacoutoia* y *Megadolodus*.

Neodolodus colombianus, del Mioceno de Colombia fue descrito sobre la base de restos dentarios inferiores como uno de los más modernos didolodóntidos (Hoffstetter y Soria, 1986). El material proviene del mismo elenco faunístico que *Megadolodus molariformis*, también considerado como un “condilartro” Didolodontidae. Posteriormente, *Neodolodus* fue considerado sinónimo junior de *Prothoatherium* y reubicado entre los Litopterna (Cifelli y Guerrero, 1989). Por otra parte, sobre la base del estudio de nuevos materiales, en particular los postcraneanos, *Megadolodus* fue asignado a una nueva subfamilia de Proterotheriidae, los Megadolodinae (Cifelli y Villarroel, 1997). De este modo la concepción seguida por McKenna (1956) y Soria (1982; 2001) sobre la presencia de dos linajes dentro de los Didolodontidae comenzó a diluirse.

Muizon y Marshall (1987a) describieron un “condilartro” Hyopsodontidae Mioclaeninae, *Molinodus suarezi*, de la Formación Santa Lucía en la localidad boliviana de Tiupampa. Originalmente consideraron estos restos como cretácicos aunque luego asignan el conjunto faunístico de Tiupampa al Paleoceno inferior. Describieron luego otros “condilartos”, *Tiuclaenus minutus* y *Andinodus boliviensis*, de la misma procedencia geográfica y estratigráfica (Muizon y Marshall, 1987b), y *Pucanodus gagnieri* (Muizon y Marshall, 1991). Sin embargo, consideran dudosa la asignación de *Andinodus*, para el que postularon una posible filiación con los didolodóntidos. Van Valen (1988), en concordancia con sus ideas previas sobre el origen de los Didolodontidae (Van Valen, 1978), consideró a *Andinodus boliviensis* como una forma mucho más primitiva vinculada a los arctociónidos Loxolophinae. Van Valen (1988) al

analizar el elenco faunístico de los “condilartros” de Tiupampa, consideró que *Paulacoutoia protocenica*, aunque no era más primitivo que *Asmithwoodwardia*, sí presentaba caracteres más primitivos que aquellos “condilartros” de Tiupampa (*sic*) debido a la presencia de un hipoconúlido central en vez de próximo al entocónido, y el ángulo agudo de la protocrista. De este modo concluye que ninguna de las formas conocidas para Tiupampa se encuentra claramente relacionada con los Didolodontidae ni de un modo colateral, opinión que luego modifica parcialmente en Bonaparte *et al.*, (1993).

Cifelli (1993) realizó una segunda aproximación cladística al estudio de los “ungulados” sudamericanos, en donde discutió las relaciones entre los Protolipternidae y tres géneros referidos a los Didolodontidae: *Didolodus*, *Lamegoia* y *Paulogervaisia*. Utilizó a *Tiucloenus minutus* como el “condilartro” sudamericano más primitivo para sus comparaciones.

Bonaparte *et al.*, (1993) describieron una importante fauna para el Paleoceno de Punta Peligro, con dos nuevos “condilartros” Mioclaenidae (*sic*), *Escribania chubutensis*, *Raulvaccia peligrensis* y un tercero referido con dudas, *Peligrotherium tropicalis*. Este último, en particular, fue comparado con los Periplychidae debido a la hipertrofia de lo que los autores interpretaron en *Peligrotherium* como un p4, pero aclararon que las similitudes se debían a un fenómeno de convergencia y no a una relación filogenética directa, y por lo tanto incluyeron este taxón en una nueva familia: Peligrotheridae. El análisis posterior de los restos y el descubrimiento de un maxilar referido a este taxón permitió demostrar que *Peligrotherium tropicalis* era en realidad un Dryolestida (Gelfo y Pascual, 2001), sobreviviente de la radiación de mamíferos mesozoicos gondwánicos y no un mamífero placentario. Los otros taxones mencionados, *Escribania* y *Raulvaccia*, fueron considerados como Molinodinae conjuntamente con las formas del Paleoceno de Tiupampa *Molinodus suarezi*, *Tiucloenus minutus*, *Pucanodus gagnieri* y *Andinodus boliviensis* (Bonaparte *et al.*, 1993). Además definieron para esta localidad a la “Edad Mamífero” Peligrense como más moderna que la Tiupampense, y más antigua que la Itaboraiense (Bonaparte *et al.*, 1993).

Bergqvist (1996), en la misma línea de trabajo que Cifelli (1983b), realizó una sustancial revisión y reasociación de materiales postcraneales a los “ungulados”

definidos por elementos dentales de Itaboraí. Refirió elementos postcraneos a *Lamegoia conodonta* y *Paulacoutoia protocenica*, y sustentó las asignaciones de *Miguelsoria* y *Protolipterna* a los Litopterna (Cifelli, 1983a). Si bien no asignó ningún elemento postcraneal a *Asmithwoodwardia scotti*, también lo consideró como un Litopterna sobre la base de una ilustración de un astrágalo de tipo “litopternoide” asignado sin un criterio explícito por Ameghino (1904c) a *Asmithwoodwardia subtrigona* el cual presenta importantes similitudes con los referidos por la autora a los Protolipternidae. Siguiendo a Cifelli (1983a), Bergqvist insistió en la asignación de los Sparnotheriodontidae a los “condilartros”, sobre la base del postcraneo reasociado, criterio que no ha sido convalidado por otros autores (Soria, 2001) ni en el presente trabajo. Desafortunadamente, las hipótesis filogenéticas planteadas por Bergqvist (1996) se realizaron utilizando sólo restos postcraneales. Los taxones utilizados incluyen un gran número de grupos de “condilartros” laurásicos, pero solo unos pocos didolodóntidos de Itaboraí para los cuales se reasociaron elementos postcraneales. Muizon y Cifelli (2000) realizaron una importantísima revisión de los Mioclaenidae sudamericanos formalizando la propuesta de Bonaparte *et al.* (1993) quienes sugirieron que el único resto conocido de *Kollpania tiupampina* Marshall y Muizon, 1998, correspondiente a un molariforme superior del Paleoceno de Tiupampa, podría ser en realidad a un Dp4 de un “condilartro”. De este modo modifican el nombre de la subfamilia Molinodinae (Bonaparte *et al.*, 1993) por el prioritario Kollpaniinae, al considerar a *Kollpania* como sinónimo junior de *Tiuclaenus minutus*. Describieron además tres nuevos taxones de Kollpaniinae: *Tiuclaenus robustus*, *Tiuclaenus cotasi* y *Simoclaenus sylvaticus*. En su análisis filogenético, Muizon y Cifelli (2000), incluyeron además de los Kollpaniinae a los Protolipternidae, entre los que consideraron a *Asmithwoodwardia* pero sin mayores justificaciones que las de Cifelli, (1983a), y a los didolodóntidos *Paulacoutoia*, *Didolodus*, y *Ernestokokenia*. *Raulvaccia peligrensis* fue considerado sinónimo junior de *Escribania chubutensis* (Muizon y Cifelli, 2000) opinión que no se sustenta en el presente trabajo. Además, *Escribania* es considerado en este trabajo como un Didolodontidae y no como un Mioclaenidae Kollpaniinae, debido a las importantes diferencias reconocidas en los molares superiores (Gelfo, 1999). Hasta el momento el último trabajo en referencia a “condilartros” en América del Sur constituye la

ampliación sustancial del biocrón y la distribución de los Mioclaenidae Kollpaniinae por la presencia de un nuevo taxón, *Pascualodus patagoniensis* Gelfo, 2004 para el Eoceno de Patagonia (Gelfo, 2004a).

Muizon y Cifelli (2000) reconocieron también una nueva categoría ordinal, los Panameriungulata, donde incluyeron a los Mioclaenidae, los Didolodontidae y a los Litopterna. La validez de este agrupamiento se discute en este trabajo.

1.c. Objetivos del presente trabajo

El análisis morfológico de los “ungulados” sudamericanos didolodóntidos, así como el de formas similares tales como los litopternas Protolipternidae, es de sumo interés a la hora de comprender el origen, evolución y la distribución paleobiogeográfica de los mamíferos del Paleógeno de América del Sur. Durante casi un siglo, los Didolodontidae han sido el paradigma por excelencia de los “ungulados” más primitivos de América del Sur, y por consiguiente considerados *a priori* como punto de partida de numerosos linajes de “ungulados” endémicos del Cenozoico sudamericano, posición cuestionada por el descubrimiento de los Kollpaniinae. Esta concepción se asienta particularmente en haber sido clasificados, salvo una excepción, como “Condylarthra”. Como se comentó anteriormente, este último grupo parafilético ha dado origen en otros continentes a taxones con representantes vivientes tales como los Perissodactyla, Artiodactyla y Cetacea (e.g.: Gatesy y O’Leary, 2001). Sin embargo, esta visión ha restringido la interpretación de las posibles especializaciones ecológicas de los didolodóntidos, al considerar en muchos casos, y sin una base filogenética que lo sustente, un determinado carácter dental como sinónimo estricto de una condición primitiva. El descubrimiento de los Mioclaenidae Kollpaniinae en el Paleoceno de Tiupampa en Bolivia, ha permitido establecer vínculos estrechos entre las formas de “condilartros” de la “Edad Mamífero” Puerquense de América del Norte, los Didolodontidae y los Litopterna.

En este marco, el presente trabajo constituye el primer intento de un análisis exhaustivo de todas las especies de didolodóntidos. Sería necio plantear que la intención de este trabajo ha sido la de generar una propuesta definitiva a la sistemática de este grupo. Por el contrario, he buscado generar una hipótesis filogenética

novedosa, pero intentando evidenciar las principales falencias en el estudio de este grupo, las problemáticas no resueltas, sus causas y las futuras líneas de investigación.

El plan de trabajo tiene por objetivo general:

1. El análisis de los Didolodontidae, sus relaciones filogenéticas, su importancia en un contexto bioestratigráfico y paleobiogeográfico.

Los objetivos específicos de la presente tesis son:

1. Analizar el conjunto de especies consideradas en la literatura científica como Didolodontidae, así como las que puedan mostrar afinidades con estas formas.
2. Discutir la validez y extensión de los taxones a nivel genérico y específico.
3. Definir caracteres de utilidad taxonómica en función de las observaciones realizadas y la ponderación crítica de los trabajos precedentes, que sirvan de base tanto para el presente estudio como para futuros análisis filogenéticos.
4. Realizar un relevamiento de caracteres dentales y postcraneales que permita la confección de una matriz de datos.
5. Confeccionar una nueva propuesta filogenética donde se presenten las relaciones a nivel específico.
6. Discutir y fundamentar la validez de determinados taxones y brindar una hipótesis de la evolución y las relaciones de los Didolodontidae.
7. Determinar la presencia o no de sinapomorfías que permitan definir los taxones estudiados y en particular a los Didolodontidae.
8. Evaluar la monofilia de los Kollpaniinae, Didolodontidae y Protolipternidae.
9. Analizar la importancia bioestratigráfica y paleobiogeográfica de los didolodóntidos, así como las posibles implicancias paleobiológicas.

2. MATERIALES Y METODOS

2.a. Abreviaturas institucionales

AMU-CURS: Collection of Vertebrate Paleontology of the Alcaldía de Urumaco, Estado Falcón, Venezuela;

AMNH: American Museum of Natural History, New York. USA.

CF: Colección Feruglio, Università di Padova Italia.

CNHM: Chicago Natural History Museum, Chicago, Illinois. USA.

CNP.PV: Centro Nacional Patagónico, Paleontología Vertebrados, Chubut, Argentina.

DGM: Divisão de Geologia e Mineralogia do Departamento Nacional da Produção mineral, Brasil.

DNPM: Departamento Nacional da Produção Mineral. (Actualmente, muchos de los restos referidos en la literatura a este repositorio pertenecen a MCT).

LIEB-PV: Laboratorio de Investigaciones en Evolución y Biodiversidad, Facultad de Ciencias Naturales Sede Esquel, Universidad Nacional de la Patagonia. Argentina. Paleontología de Vertebrados.

MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires.

MCT: Museu de Ciências da Terra (sustituye la antigua denominación DGM), Río de Janeiro, Brasil.

MPEF: Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina.

MHNC: Museo de Historia Natural de Cochabamba, Bolivia.

MLP: Museo de La Plata, La Plata, Argentina

MMP: Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata, Argentina.

MN: Museu Nacional de Rio de Janeiro, Brasil.

MNHN: Muséum national d'Histoire Naturelle, París, Francia. (La Colección Tournouër es mencionada con "CT" después de las siglas institucionales y en algunos casos con "CAS": Casamayorensis)

SPSM: St. Paul Science Museum St. Paul, Minnesota, USA.

UCMP: University of California Museum of Paleontology. California, USA.

UM: University of Michigan, Museum of Paleontology, USA.

UMVP: University of Minnesota Vertebrate Paleontology, Minneapolis, USA.

UNPSJB PV: Universidad Nacional de La Patagonia San Juan Bosco, colección de Paleontología.

UOMNH: University of Oregon Museum of Natural History, Eugene, USA.

USNM. United States National Museum, Washington, DC, USA.

UPI: Università di Padova, Italia.

YPFB Pal: Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos, Colección de Paleontología. Bolivia.

2.b. Lista de los materiales estudiados

Los nombres científicos castellanizados se han escrito de acuerdo a su fonética. La sistemática de los grupos utilizados en las comparaciones pertenecientes a los “condilartros” sigue mayoritariamente la propuesta de Archibald (1998) y Muizon y Cifelli (2000), salvo en aquellos casos donde puntualmente se aclara lo contrario.

El conjunto de materiales estudiados incluye la totalidad de los especímenes citados en los hipodigmas de la sección “Paleontología Sistemática” y en la sección “Consideraciones sobre los materiales estudiados”, con excepción de aquellos con explícita mención de no haber sido analizados a través de observación directa. En este último caso fueron estudiados a través de dibujos y/o fotografías de las publicaciones.

Los materiales que fundamentan las comparaciones anatómicas y taxonómicas incluyen los fósiles y calcos que a continuación se listan, y que fueron estudiados a través de observación directa de los materiales originales en el caso del grupo externo considerado en el análisis filogenético (los Kollpaniinae) y mayoritariamente de calcos para el resto de los taxones.

De algunos restos de los condilartros del Hemisferio Norte, con repositorio en AMNH, se contó no sólo con calcos, sino con excelentes fotografías facilitadas por Leonardo Ávilla (UFRJ, Brasil) y Francisco Prevosti (MLP)¹. También se utilizaron en un número menor y de modo complementario descripciones e ilustraciones de diversas publicaciones que se mencionan en el texto.

Ungulata (*sensu* McKenna y Bell, 1997) *incertae sedis*

Protoungulatum donnae Sloan y Van Valen, 1965. SPSM 62-2028: fragmento mandibular izquierdo con p2, m1-3 (holotipo). UMVP 1456: m2. Para los elementos tarsales se utilizaron las descripciones, ilustraciones y fotografías de Szalay y Decker (1974) sobre los materiales UMVP 914: astrágalo izquierdo. UMVP 1823: calcáneo izquierdo.

Ungulata (*sensu* McKenna y Bell, 1997)

Arctocyonidae

Loxolophinae:

Desmatoclaenus hermaeus Gazin, 1941, UOMNH 27682: fragmento craneal con molares superiores y molares inferiores.

Desmatoclaenus diana Van Valen, 1978, AMNH 23177: M2 derecho.

Baioconodon denverensis Gazin, 1941, UCMP 38204: fragmento maxilar izquierdo con P2-M3 y derecho con M1-3. PU 17304: M2 derecho.

Arctocyoninae:

Arctocyon sp. : MLP 7-118 maxilar derecho con dientes

Oxyclaenidae:

¹ Esta actitud, contrasta con la de Andrés Gialombardo, quién no tuvo en dos años, la buena voluntad de utilizar unos minutos de su tiempo, para tomar unas pocas fotografías en el AMNH.

Oxyprimus eriksoni Van Valen, 1978, UMVP1561 m1 derecho (holotipo).

Chriacus sp. MLP 72-IV-18-9: M1 izquierdo (calco sin número de colección original)..

Mioclaenidae:

Mioclaeninae:

Litaletes disjunctus Simpson 1935, AMNH 35885: maxilar derecho. AMNH 35883: mandíbula con p3-m2. USNM 9338. P3-m1 derecho.

Promioclaenus lemuroides (Matthew 1897) [= *Mioclaenus lemuroides* = *Ellipsodon lemuroides*] AMNH 2421: mandíbula izquierda con p2-m3. USNM 25783 m2-3 derecho.

Promioclaenus pipiringosi: Gazin 1956 [= *Ellipsodon pipiringosi*], USNM 21021 S p2-4 derecho

Promioclaenus acolytus (Cope) Trouessart, 1904, AMNH 35778: mandíbula derecha con p2-m3. AMNH 35728: maxilar derecho con la serie dentaria completa. USNM 407566. P4-m3 derecho

Mioclaenus turgidus Cope, 1881, AMNH 3135: mandíbula con p4-m3 (holotipo). AMNH 7-91: fragmento craneal con la serie dentaria.

Mioclaenus sp. UNSM 408081: m2 derecho. UNSM 408089: m2-3 derecho

Protoselene opisthacus Cope, 1882, AMNH 101654: maxilar completo con ambas series dentarias y mandíbula derecha con la serie dentaria.

Protoselene sp. USNM 409145: m1-2 izquierdo. USNM 409151: m1-2 izquierdo

Ellipsodon sp. USNM 6359: M2 izquierdo. USNM 407572: m1-2 izquierdo. USNM 4529: m1-3 derecho.

Ellipsodon aquilonius = (*P. aquilonius*) (Simpson 1935) [= *Ellipsodon*], USNM 4686: dp4-m1 izquierdo. USNM 4650: m1-3 derecho. USNM 4526: p2-m1 izquierdo. USNM 9845: p4-m1 izquierdo.

Kollpaniinae (*sensu* Muizon y Cifelli, 2000) (= *Molinodinae sensu* Bonaparte *et al.*, 1993)

Molinodus suarezi Muizon y Marshall, 1987, YPFB Pal 6112: fragmento de mandíbula izquierda m1-3 (holotipo). YPFB Pal 6113: fragmento de mandíbula derecha con m1-3 (este último en erupción). YPFB Pal 6114: fragmento de mandíbula derecha con m2-3. YPFB Pal 6117: M1 izquierdo. YPFB Pal 6118: parte de M2 derecho. MHNC 1238: m1 derecho. MHNC 1243: fragmento de mandíbula derecha con la raíz del c, alvéolo del p1 y p2. MHNC 1244: p4 izquierdo. MHNC 1245 p4 derecho. MHNC 1247: porción maxilar derecha con P3-M2. MHNC1248: M3 izquierdo. MHNC 1261: fragmento de m1 derecho. MHNC 8269: fragmento de mandíbula izquierda con m1-3. MHNC 8274: fragmento mandibular derecho con dp4 y m1. MHNC 8280: fragmento de maxilar con DP4, M1-2. MHNC 8329: M1 derecho. MHNC 8330: M1 izquierdo. MHNC 8344: fragmento mandibular derecho con m1-2. Elementos tarsales reasociados a los restos dentales (Muizon, *et al.*, 1998): un astrágalo MHNC 8313 y tres calcáneos MHNC 8320, ?MHNC 8323, ?MHNC 8326

Tiuclaenus minutus Muizon y Marshall, 1987, YPFB Pal 6115: fragmento mandibular izquierdo con alvéolos de i1 y con i2,c, el alvéolo del p1 y p2-m3 (holotipo). YPFB Pal 6119: fragmento de maxilar con M2. MHNC 1240 fragmento de maxilar derecho con M1-3. MHNC 1253: fragmento mandibular con p3-p4. MHNC 1250: m2 izquierdo. MHNC 1252: m3 izquierdo. MHNC 1258: M1 derecho. MHNC 8334: fragmento de m2 izquierdo. MHNC 8335: m3 izquierdo. MHNC 8346: M1 izquierdo sin el esmalte del paracono y metacono. Elementos tarsales reasociados a los restos dentales (Muizon, *et al.*, 1998): tres astrágalos reasociados a los elementos dentales: MHNC 8308, MHNC 8314, ?MHNC 8310; y cuatro calcáneos MHNC 8321, MHNC 8322, MHNC 8324 y MHNC 8325.

Tiuclaenus cotasi Muizon y Cifelli, 2000, MHNC 1231: fragmento mandibular con p3-m3 (holotipo). MHNC 1235: fragmento mandibular izquierdo con p4-m1. MHNC 1236: fragmento mandibular izquierdo con m2-3. MHNC 1251: m3 derecho. MHNC 1253: fragmento mandibular derecho con p3-4. MHNC 1254: fragmento mandibular derecho con m3. MHNC 1255: m1 derecho. MHNC 1256. m2 izquierdo. MHNC 1257: M3 derecho. MHNC 1259: m1 derecho. MHNC 1262: m3 izquierdo. MHNC 1263: m1

izquierdo. MHNC 1267: fragmento de M1 izquierdo. MHNC 1270: M2 derecho. MHNC 1271 y 1272: M3 derecho. MHNC 8272: fragmento mandibular con m2. MHNC 8273: fragmento de mandíbula izquierda con p4-m3. MHNC 8336: m1 izquierdo. MHNC 8341: maxilar derecho con P2-M2. MHNC 8342: M2 izquierdo. MHNC 8347: P4 izquierdo.

Tiuclaenus robustus Muizon y Cifelli, 2000, MHNC 1233: fragmento mandibular izquierdo con m2-3 (holotipo). MHNC 1234: fragmento mandibular derecho con m1-2. MHNC 1246: p3 derecho. MHNC 1264: M2 derecho. MHNC 1266: maxilar derecho con P3-4. MHNC 8331: M3 izquierdo.

Pucanodus gagnieri Muizon y Marshall, 1991, MHNC 1239: mandíbula derecha con p3-m3 (holotipo). MHNC 1230: fragmento de mandíbula derecha con c, p2-m1. MHNC 1235: fragmento de mandíbula derecha con p4-m1. MHNC 1265: M2 izquierdo. MHNC 1267: M2 derecho. MHNC 1268: M1 derecho. MHNC 1269: M2 izquierdo. MHNC 1271: M3 derecho. MHNC 1272: M3 derecho. MHNC 8271: fragmento de maxilar con M1-2. MHNC 8338: P3 izquierdo. MHNC 8340: M1 derecho. MHNC 8343: fragmento maxilar con M1-3. Elementos tarsales reasociados a los restos dentales (Muizon, *et al.*, 1998): un astrágalo MHNC 8313 y tres calcáneos MHNC 8320, ?MHNC 8323, ?MHNC 8326

Andinodus boliviensis Muizon y Marshall, 1987, YPFB Pal 6120: fragmento de mandíbula derecha con m2 (holotipo). MHNC 1241: mandíbula derecha con parte del m1 y m2-3.

Simoclaenus sylvaticus Muizon y Cifelli, 2000, MHNC 8332: mandíbula derecha con los alvéolos del c, p1, las raíces del p2, alvéolos del p3 y p4-m3 (holotipo). MHNC 8348: fragmento de maxilar con parte del M1 y M2-3. Elementos tarsales reasociados a los restos dentales (Muizon, *et al.*, 1998): el astrágalo MHNC 8309 y el calcáneo MHNC 8317.

Pascualodus patagoniensis Gelfo, 2004, MLP 59-II-24-39: M1 izquierdo (holotipo).

Periptychidae:

Periptychinae:

Periptychus carinidens Cope, 1881, UCMP 30002: maxilar con la serie dentaria completa. UCMP 30006: mandíbula derecha con p2-m3. AMNH 16695: rama mandibular izquierda. AMNH 846 fragmento de maxilar con ambas series dentarias. AMNH 3665: fragmento de cráneo con rama mandibular derecha asociada. AMNH 3690: rama mandibular izquierda. AMNH 17075: elementos tarsales y carpales.

Ectoconus ditrigonus (Cope) Cope, 1884, AMNH 3800: dp3-4 izquierdo, p2, dp3-4, y m1 derecho; P2-M1 derecho y P4-M1 izquierdos. AMNH 3803: fragmento de maxilar y rama mandibular izquierda con p2-m2.

Hemitlaeus kowalevskianus Cope, 1882, UCMP 89717: maxilar con la serie dentaria completa y fragmento mandibular con p4-m3.

Carsiptychus coarctatus (Cope) Simpson, 1936, UCMP 119460: maxilar.

Anisonchinae:

Gillisonchus gillanus (Cope) Rigby, 1981, UCMP 36547: mandíbula con p3-m3.

Haploconus angustus (Cope 1881), UCMP 6526: maxilar. UCMP 36510: mandíbula con p2-m3.

Conacodontinae:

Conacodon entoconus (Cope) Matthew, 1897, UCMP 45587: mandíbula. UCMP 3860: maxilar. MLP 7-94: mandíbula (calco sin número de colección original).

Oxiacodon agapetillus (Cope 1884), USNM 405168 p4-m1 derecho. USNM 405167 p1-4 derecho. USNM 405173: p3-4, m1-2 derecho

Oxiacodon sp.: AMNH 816: mandíbula. AMNH 3557: mandíbula. AMNH 36068: m2..

“Phenacodonta”

Tetraclaenodon puerensis (Cope) Scott, 1892, USNM 15192: dp3, dp4 m1 izquierdo. USNM 15181: p3-m1 derecho. AMNH 15932: rama mandibular izquierda con p3-m3. AMNH 16653: maxilar con la dentición izquierda y derecha.

Phenacodontidae:

Phenacodus primaveus Cope, 1873, AMNH 15275: fragmento mandibular izquierdo con p3-m3. AMNH 4403: elementos tarsales. AMNH 4406: rama mandibular. AMNH 15262 elementos tarsales. AMNH 15265: fragmento de maxilar y rama mandibular izquierda con talónido de p4-m3. AMNH 15266: fragmento de maxilar derecho con P4-M3. MACN 12971: autopodio posterior derecho. MACN 12971: autopodio anterior derecho. MACN 18808: cráneo completo con mandíbula.

Phenacodus vortmani (Cope 1880), AMNH 4378: esqueleto prácticamente completo con cráneo completo, ramas mandibulares, los elementos tarsales, escafoides, pubis, miembro anterior y posterior.

Phenacodus sp. USNM 406074: M1 izquierdo. UM 94576 mandíbula con dp3-4 UM 94511 mandíbula con dp4.

Ectocion osbornianus (Cope) Cope, 1882, AMNH 16049: fragmento mandibular derecho con p4-m3. AMNH 16124: fragmento maxilar izquierdo con M1-3. AMNH 16049: fragmento mandibular izquierdo con p4-m3.

Meniscotherium sp: AMNH 4410: fragmento maxilar izquierdo P2-M3. AMNH 48123: fragmento de maxilar. AMNH 48488: rama mandibular izquierda con p4-m3 y derecha con p3-m3. AMNH 48483: fragmento mandibular con dos molariformes izquierdos. MLP 185: paladar con P4-M3 derecho y P2-M3 izquierdo (calco sin referencia al número de colección del material original).

Hyopsodontidae:

Litomylos osceolae Van Valen 1978, AMNH 16039: fragmento mandibular derecha con m1-3. MLP 05631: fragmento mandibular con m1-2.

Litomylos dissentaneus Simpson, 1935, AMNH 35933: maxilar izquierdo con P4-M3. AMNH 35922: maxilar derecho con P4-M3.

Hapaletes disceptatrix Simpson, 1935, USNM 9410: P3-4, m1-2 derecho.

Hapaletes andakupensis Van Valen, 1978, UM 2050: M2 izquierdo.

Hyopsodus paulus Leidy, 1870 AMNH 11415: rama mandibular completa.
AMNH 12495 : maxilar.

Hyopsodus walcottianus Matthew y Granger, 1915, AMNH 17534: rama mandibular derecha con p3-m3

Hyopsodus mentalis Cope, 1875, USNM 19592 Dp4-m1 derecho. USNM 19593: P3-m3 izquierdo. USNM 19606: Dp3-4 derecho. USNM 19573: P4-m1 derecho. USNM 19595. P3-4 izquierdo.

Hyopsodus sp. UM 97440 Dp3-4 izquierdo. UM 96323 Dp4-m1 izquierdo. UM 98420 DP4-M1 derecho + dp4-m1 derecho. UM 96176 Dp4-m2 izquierdo UM 96541 mandíbula con dp4-m3 izquierdo

?Litopterna (en este trabajo)

"Asmithwoodwardia" scotti Paula Couto, 1952, MCT 232: rama mandibular izquierda con p3-m3. MCT 358: fragmento craneal con P4-M3 izquierdo y M1-M3 derecho, y las ramas mandibulares izquierda y derecha asociadas (holotipo). MCT 405: fragmento mandibular izquierdo con p3-m1. MCT 410: fragmento mandibular derecho con m1-3. MCT 411: fragmento mandibular derecho con p3-m1. MCT 412: m3 derecho.

Litopterna

Protolipternidae

Protolipterna ellipsodontoides Cifelli, 1983b, DNPM LE444A: mandíbula con c derecho, alvéolos de p1-2 derechos e izquierdos, p3-m3 derechos; asociado a un fragmento de maxilar derecho con M1-3 (holotipo). DNPM LE444B: mandíbula derecha con el alvéolo del p2 y p3-m3. DNPM LE444C: con el alvéolo del p1-2 y p3-m3. DNPM LE444D: mandíbula derecha con p4-m3. DNPM LE444E: mandíbula derecha con m1-3. DNPM LE444F: maxilar izquierdo con P4-M3. DNPM LE444G: sínfisis mandibular con el canino partido y los alvéolos de p1-2 derechos. DNPM LE444H: maxilar izquierdo con M1-3. DNPM LE444I: maxilar izquierdo con P4-M3.

Miguelsoria parayirunhor (Paula Couto) Cifelli, 1983b, MN 1468V: mandíbula derecha con los alvéolos del i1-2, la raíz del i3, y con c, p3-m3 (holotipo). MN 1469: fragmento mandibular izquierdo con p4-m1. MN 1862: dp4? Izquierdo; MCT 402: fragmento mandibular izquierdo con p3-m3 y alvéolos de los premolares anteriores e incisivos. MCT 246: fragmento mandibular derecho con p3-m3. MCT 249 fragmento mandibular izquierdo con m1-m3 izquierdos. MCT 255: fragmento mandibular derecho con p4-m3. MCT 290: fragmento mandibular izquierdo con m2-3. MCT 296: fragmento mandibular izquierdo con m2-3. MCT 330: rama mandibular derecha con parte de la sínfisis y la porción mesial de la rama mandibular izquierda. MCT 396: M2-3 derecho. MCT 397: P4-M3 izquierdo. MCT 398: M1-2 derecho. MCT 401: rama mandibular izquierda con m1-3. MCT 404: m1-2 izquierdo. MCT 966: m1-3 derecho. MCT 1236: m3 derecho. MCT 1473: M2? derecho. MCT 305: M2-3. izquierdos. MCT 1476: M3 derecho, MCT 1485: fragmento mandibular izquierdo con m1-2. MCT 1497: fragmento mandibular derecho con m1-3. MCT 1500: fragmento mandibular izquierdo con m1-3. MCT 1501: fragmento mandibular izquierdo con m3. MCT 1503: fragmento mandibular izquierdo con m1-3. MCT 1504: fragmento mandibular izquierdo con p4, el alvéolo del m1, y m2-3. MCT 1505: fragmento mandibular izquierdo con p4-m3. MCT 1506: fragmento mandibular derecho con m1-3. MCT 2288: M3 izquierdo. MCT 1297: calcáneo izquierdo. MCT 1353: astrágalo derecho y MCT 1355: astrágalo izquierdo

Adiantidae (*sensu* Cifelli y Soria, 1983)

Proectocion precisus Ameghino, 1904, MACN 10679: P4-M2 (holotipo).

Proectocion argentinus Ameghino, 1904, MACN 10673: M3 derecho (holotipo).

Proectocion sp.: MLP 56-XII-18-153, fragmento de molar superior. MLP 61-VIII-3-112: M1? Derecho. MLP 59-II-28-107: fragmento mandibular derecho con parte del m2 y el m3.

Anisolambidae (*sensu* Soria, 2001)

Wainka tshotshe Simpson, 1935, MACN 18750: (calcotipo de AMNH 28505: P3 o 4 aislado)

Paranisolambda prodomus Paula Couto 1952, MCT 288: calcáneo. MCT 1369: astrágalo. MN 1478: molar superior, MN 1493: molar inferior, MN 1494: molar inferior. MN 1495: molar inferior. MN 1496: molar inferior. MN 1858: fragmento mandibular izquierdo con 3 molariformes. DNPM 307, 273 y 304 : P4

Anisolambda fissidens Ameghino 1901, [= *Ricardolydekkeria cinctula*] MACN 10705: molar superior derecho. MACN 10688: m1-3 derecho y m1-2 izquierdo de distintos individuos.

Anisolambda adunca (Ameghino) Soria 2001 [= *Josepholeidya* Ameghino 1901], MLP 66-V-12-1; MACN 10702: molar superior izquierdo. MACN 10682 molar superior izquierdo

Anisolambda deculca (Ameghino) Soria 2001 [= *Josepholeidya* Ameghino 1901], MACN 10682: molar superior izquierdo

Anisolambda lunulata? (Ameghino) Soria 2001. [= *Ricardolydekkeria* Ameghino, 1901] MACN A55-4.

Anisolambda praerupta (Ameghino) Soria 2001 [= *Ricardolydekkeria* Ameghino 1901; = *Ricardolydekkeria profunda*] MACN 10701: molar superior derecho. MACN 10706: molar superior derecho.

Guilielmofloweria plicata Ameghino, 1901. MACN A-10703: P4? Izquierdo.

Lambdaconops porcus (Ameghino) Soria, 2001. MACN A-10721: fragmento de maxilar derecho con M2-3

Protheosodon coniferus Ameghino, 1897. FMNH P13418: P3-M3 izquierdo

Proterotheriidae

Decaconus lanciformis (Roth) Ameghino 1901 [= *Polyacrodon lanciformis* = *Decaconus intricatus*] MLP 12-2170: molar izquierdo; AMNH 29482: M1 con la porción distal del P4 y la mesial del M2; MACN 10897: molar superior derecho.

“*Protoatherium*” *colombianus* (Hoffstetter y Soria) Cifelli y Guerrero Diaz, 1989. [= *Neodolodus colombianus*] MNHN VIV 9: fragmento mandibular derecho con p3-m3. Y descripciones e ilustraciones de Cifelli y Guerrero Diaz (1986) y Soria (2001)

Megadolodinae

Megadolodus molariformis McKenna 1956. UCMP 39270: fragmento mandibular izquierdo con p4, m1 y las raíces del m2

Gen et. sp. nov. Carlini, Gelfo, Sánchez en prensa. AMU-CURS 44: fragmento de maxilar derecho con P4-M3.

Macraucheniidae

Cramaucheniinae

Polymorphis lechei Roth 1899. [= *Polyacrodon ligatus* Roth 1899 = *Oroacrodon ligatus* Ameghino, 1904] MLP 12-2168: fragmento mandibular con la sínfisis y los I3-M3 izquierdo, y los I1-3 derecho. MLP 12-2169: corresponde a un molar superior derecho. Lote de molares superiores: MLP 61-IV-9-26; MLP 61-VIII-3-5; MLP 67-II-27-6; MLP 67-II-27-7; MLP 67-II-27-8.

Sparnotheriodontidae (*sensu* Soria, 2001)

Victorlemoinea prototypica : MCT 268: fragmento mandibular izquierdo con tres molariformes. MCT 1419: M1? Izquierdo. MCT 1470 M? Derecho. MCT 1471 M? Izquierdo. MCT 1472 P4? Izquierdo. MN 1475 fragmento de molariforme derecho. MN 1476: M1 derecho. MN 1477: M1 derecho. MN 1479 M1 izquierdo. MN 1480 fragmento mandibular izquierdo con un molariforme con p4 o dp3. MN 1490 m1 izquierdo. MN 1481: p3? Derecho. MN 1487: p3? Izquierdo. MN 1488: p3 izquierdo. MN 1484: p4? Derecho. MN 1485 p4 derecho. MN 1486: p3 derecho. MN 1482: m2 derecho. MN 1489 p4 izquierdo. MN 1491 m1 izquierdo.

?*Victorlemoinea prototypica*: restos reasociados *sensu* Cifelli (1983b): AMNH 55393: astrágalo derecho. DGM 890 calcáneo derecho. Restos reasociados *sensu* Bergqvist (1996): MCT 340 y MCT 341: ulnas. MCT 343 y MCT 348: radios. MCT 2314 y MCT 2315: porciones distales de húmero.

Victorlemoinea labyrinthica Ameghino, 1901, MACN A-10671: P4-M1 derecho.

Victorlemoinea emarginata Ameghino, 1901, MACN A-10670: M1-2 derecho

?*Victorlemoinea longidens* (= *Anisolambda longidens*): (Ameghino, 1901) MACN 18225: p2-3 derecho.

Sparnotheriodon epsilonoides: Soria, 1980, MLP 61-VIII-3-163

Josepholeidya adunca Ameghino 1901

Phoradiadus divortiensis MLP 87-III-20-7, MLP 87-III-20-16, MLP 87-III-20-17, MLP 87-III-20-39, MLP 87-III-20-71, MLP 87-III-20-72.

Heteroglyphis dewoletzky Roth, 1899, MLP 12-1462: molar superior roto.

.

Notoungulata incertae sedis

Gen. et sp. indet. MNHN 123: molariforme superior.

Notoungulata

Henricosborniidae

Camargomendesia pristina Paula Couto 1978. MCT 2463 astrágalo MCT 2596: calcáneo.

Oldfieldthomasiidae

Colbertia magellanica: (Price y Paula Couto 1950) dos calcáneos MCT 1264 y MCT 2359; dos astrágalos MCT 1343 y MCT 2362.

Itaboraitherium atavum (Paula Couto) Paula Couto 1954: MCT 916 astrágalo; MCT 1304: calcáneo.

Notoungulata

Perutheriidae

Perutherium altiplanense Thaler 1967. MACN 156 fragmento mandibular (calcotipo)

2.c. Nomenclatura de los materiales

En el presente trabajo las descripciones de los restos dentarios y postcraneales siguen los lineamientos de orientación topográfica de la figura 2.c.I. propuestos por Smith y Dodson (2003) y la nomenclatura de las figuras 2.c.II. y 2.c.III.

En particular la nomenclatura de los accidentes dentarios (figura 2.c.II.) sigue la utilizada por Kielan-Jaworowka *et al.*, (2004) aunque incluyendo los términos allí omitidos presentes por ejemplo en Bown y Krauss (1979). En el texto las abreviaturas de los dientes, corresponden en minúscula a los inferiores y en mayúscula a los superiores en el siguiente orden: **i/I**: incisivo, **c/C**: canino, **p/P**: premolar, **m/M**: molar.

Si bien la nomenclatura dentaria utilizada en el siguiente trabajo sigue lo indicado en las figuras, parece oportuno comentar brevemente ciertos usos debido a la diferencias de la terminología utilizada en la descripción de los “ungulados”. Los premolares superiores, presentan el protocono asociado a engrosamientos en el esmalte que podrían corresponder tanto a estructuras homólogas a la protocrista (Muizon y Cifelli, 2000) como a un postcúngulo.

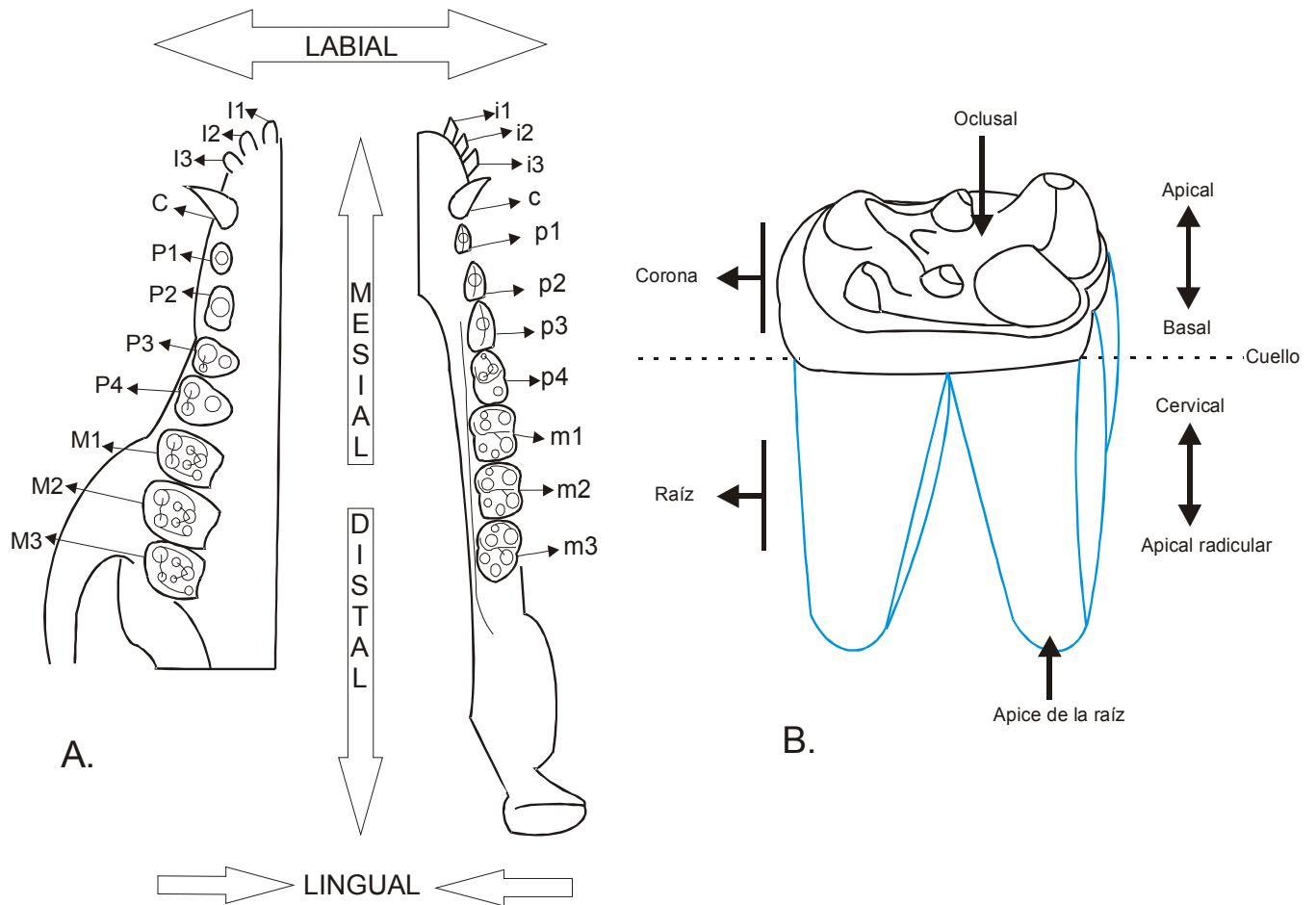


Figura 2.c.I. Terminología de orientación siguiendo a Smith y Dodson (2003). **A.:** vistas oclusales de: a la izquierda, serie dentaria superior derecha; y a la derecha, vista de una rama mandibular derecha. **B.** vista distal de un molar superior mostrando la nomenclatura topográfica de corona y raíz.

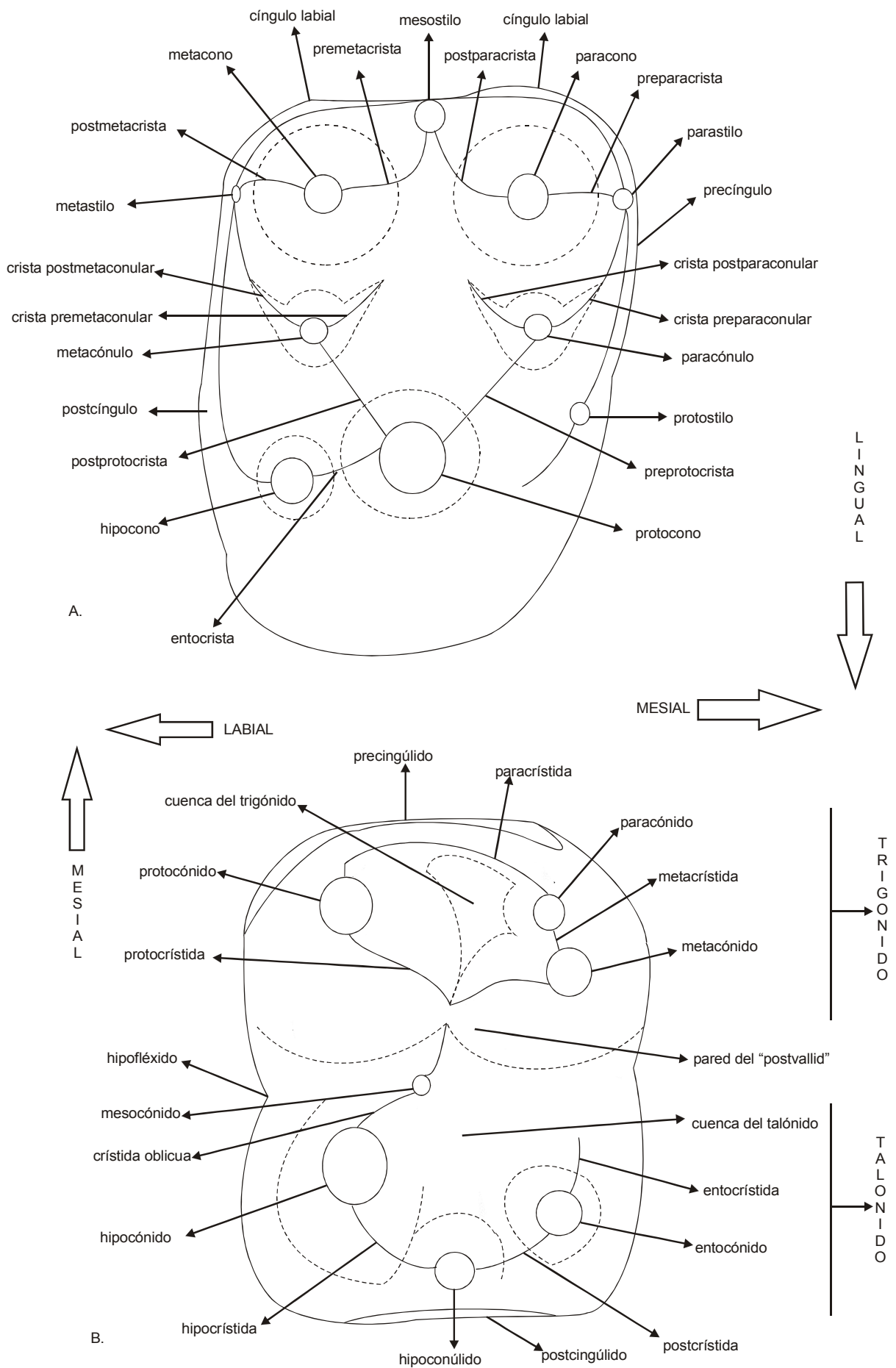


Figura 2.c.II. Nomenclatura dental A. Molar superior derecho. B. Molar inferior izquierdo

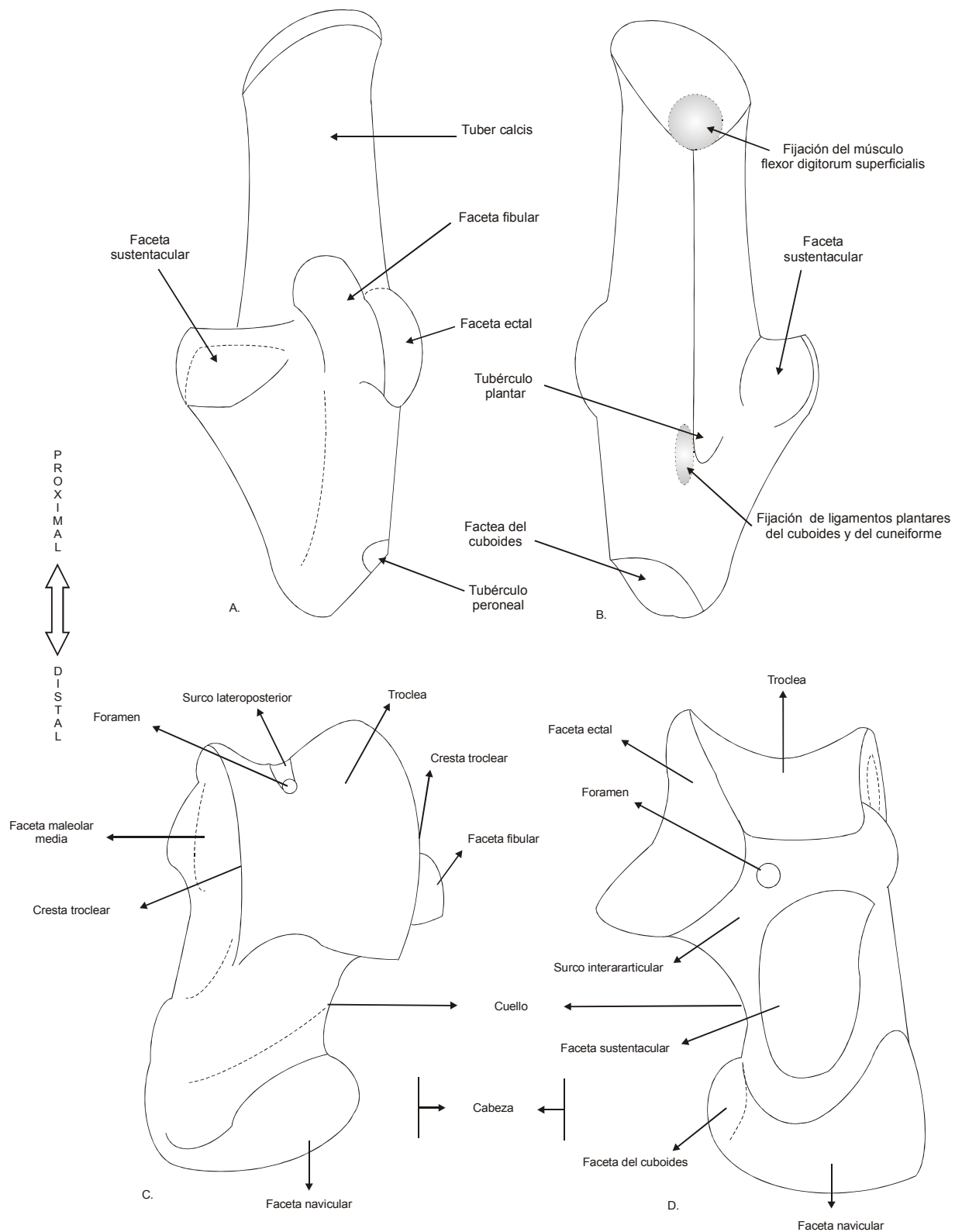


Figura 2.c.III. Representación de los elementos tarsales con la nomenclatura utilizada.

A. Calcáneo izquierdo en vista dorsal y **B.** en vista plantar. **C.** Astrágalo izquierdo en vista dorsal y **D.** en vista plantar.

En el presente análisis se utilizará la denominación preprotocrista y postprotocrista para las crestas que unen el ápice del protocono con el paracónulo y el metacónulo respectivamente. Así, en muchos premolares se utilizarán los mismos términos para las crestas asociadas al protocono, proyectadas en dirección mesiolabial y distolabial, aunque no se observen los respectivos cónulos, diferenciando estas crestas del precíngulo y postcíngulo. Por ejemplo en el P3 de *Didolodus minor* (MMP 696M) no existen cónulos, pero se reconoce una crista descendente en sentido distolabial desde el ápice del protocono, la denominada “postprotocrista” y además un postcíngulo más bajo que contacta la base del protocono.

El término protostilo fue utilizado por Osborn (1907) para referirse al tubérculo anómalo en la cara anterior del protocono de los molares superiores presente en diversos ungulados arcaicos tales como *Periptychus* o *Ectoconus*. Hershkovitz (1971), por su parte, utiliza el término entostilo para cualquier cúspide extra sobre el cíngulo lingual, incluyendo en esta denominación a las cúspides de Carabelli. Considera que el protostilo o tubérculo anómalo de Osborn (1907) podría ser homólogo al entostilo. Sin embargo, la cúspide descrita originalmente por Osborn (1907, fig. 137) corresponde a una cúspide sobre el precíngulo, no observándose cíngulo lingual en los taxones que describe. Simpson (1948) utiliza el término protostilo para identificar una cúspide sobre el precíngulo y anterior al protocono, al referirse a las diferencias existentes entre *Didolodus* y *Argyrolambda*. Autores posteriores no han seguido esta denominación y solo se han referido a una “cúspide precingular” (Cifelli, 1983a; Muizon y Cifelli, 2000) no obstante en las descripciones de este trabajo se utiliza el nombre más apropiado de protostilo, en vez de aquel referido como “cúspide sobre el precíngulo”.

En algunas de las formas estudiadas existe una cúspide en los molares superiores de carácter mas o menos constante, ubicada sobre el postcíngulo, distolabial al hipocono. Esta no fue identificada formalmente por autores precedentes pero desde un punto de vista estrictamente topográfico la misma es comparable a la denominada por Hershkovitz (1971) como postentocónulo. Sin embargo no se ha utilizado este término por no haberse podido corroborar la homología con dicha

cúspide, ya que en su descripción esta cúspide se encuentra asociada a una distocrista que une hipocono y postentocónulo, pero tal como se observa en la figura 17 (HersHKovitz, 1971 p.: 135) constituye una crista diferenciada de un postcángulo más distal. En los materiales estudiados, por el contrario, la cúspide distolabial al hipocono se encuentra directamente asociada al postcángulo.

Osborn (1888, 1907) se refiere a la cúspide entre el protocono y el paracono, como protocónulo. Esto fue seguido por gran cantidad de autores para la descripción de didolodóntidos (e.g. Simpson, 1948; Soria 2001). Para la nomenclatura de los cónulos se ha seguido en este trabajo a Van Valen (1966), quien los nombra como paracónulo y metacónulo, al anterior y posterior respectivamente. Esta modificación tiene que ver con las homologías primarias en referencia a cuál ha sido considerada la cúspide primaria homóloga a la cúspide “reptiliana”. Debido a que Osborn (*op. cit.*) identificó al protocono como la cúspide original denominó al cónulo anterior como protocónulo. Pero habiéndose demostrado que la cúspide reptiliana primitiva es en los mamíferos el paracono, o eocono en la nomenclatura de Vanderbroek (1961), el nombre correcto debe ser el paracónulo, utilizado por Van Valen (1966) y autores subsiguientes.

Las crestas asociadas al paracono y al metacono, con un trayecto más o menos mesiodistal, pueden dividirse según los nombres utilizados por los autores en: (a) preparacrista, correspondiente a la cresta extendida más o menos labialmente desde el paracono al estilocono (o en el caso de la mayoría de los “condilartros” el parastilo); (b) postparacrista, desde el ápice del paracono en sentido posterior hasta un límite difuso en contacto con la premetacrista; (c) premetacrista desde el metacono anteriormente hasta la precedente; y (d) postmetacrista, desde el ápice del metacono al metastilo. La postparacrista y la premetacrista son referidas en conjunto como centrocrista.

El término entocrista es utilizado en el presente trabajo en el sentido de HersHKovitz (1971) como la crista que une al hipocono con el protocono, incluso en el caso que la misma no se proyecte exactamente al ápice de esta última sino que contacte a la postprotocrista.

Las crístidas que vinculan el hipoconúlido con las restantes cúspides del talónido en los molares inferiores, no han sido utilizadas en la sistemática ni la descripción de los didolodóntidos, y merecen una consideración especial. La crístida que une el hipoconúlido con el entocónido parece corresponder, según la terminología de HersHKovitz (1971), a la postentocrístida, mientras que la crístida que se proyecta desde el hipoconúlido en dirección labial y contacta al hipoconido, correspondería a la postmetacrístida. Sin embargo, no se observa un consenso en la nominación de estas estructuras. Szalay (1968, 1969a) se refiere a la postcrístida como la crístida que incluiría a la postmetacrístida y a la distocrístida. Esta última estaría formada por la crístida que une al entocónido, la cúspide inmediatamente distal a ésta, el postentocónido y el hipoconúlido. No obstante la utilización más habitual del término y utilizada en el presente trabajo restringe el término postcrístida a la crístida que une hipoconúlido con entocónido (Bown y Kraus, 1979; Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004) y denomina hipocrístida a la crístida que une el hipoconúlido con el hipocónido (Dewar, 2003).

En algunos molares inferiores de didolodóntidos es común la presencia de una cúspide sobre la paracrístida en su extremo mesiolabial, por delante del protocónido. Una cúspide ubicada sobre la paracrístida fue denominada como plesioconúlido (HersHKovitz, 1971) o plesiocónido (Vanderbroek, 1961), según los autores; sin embargo, debido a que en los didolodóntidos dicha cúspide parece ser algo fluctuante a nivel específico y se desconocen su posibles homologías, no se ha utilizado ninguno de los términos mencionados ni se ha incorporado como un carácter más en el análisis filogenético. En las descripciones se menciona simplemente como una cúspide sobre la paracrístida, como por ejemplo se observa en *Didolodus multicuspis*.

2.d. Medidas y descripciones estadísticas

Las medidas tomadas con calibre digital corresponden al largo (mesiodistal) y el ancho (labiolingual) de los dientes. En los molariformes inferiores se discriminó el ancho del talónido y el del trigónido. Se descartaron para las mediciones aquellos restos dentarios que no permitieran tomar alguna de las medidas, y en aquellos casos en donde solo se pudo obtener una de las medidas; las mismas han sido listadas en

las tablas (ANEXO: 10.c. Tablas de medidas) pero los restos no fueron incluidos en los gráficos. La organización, presentación y resumen de las medidas fue realizada con el programa STATISTICA 6.0 y EXCEL.

2.e. Consideraciones sobre el marco geológico

Sobre la base de una asociación de mamíferos fósiles, Wood *et al.* (1941), presentaron una escala de tiempo provincial para el Terciario continental de América del Norte. Estas “Edades Provinciales” tan útiles en la correlación de rocas no marinas, fueron designadas posteriormente por Savage (1962:54) como “Edades Mamífero” (North American Land-Mammals “Ages” = NALMAs en el original). La convención del encomillado indicaba que el término “edad” no estaba formalmente definido sobre la base de un piso. Por tal motivo dicho concepto debería diferenciarse por un lado del conjunto de cuerpos de roca representativos de sucesos geológicos producidos en un intervalo específico de tiempo (unidad cronoestratigráfica) y por otro, de las divisiones de tiempo correspondientes a los intervalos en los cuales ocurrieron los acontecimientos geológicos expresados en la cronoestratigrafía (unidades geocronológicas) (CADE, 1992). Las “Edades Mamífero” (=LMAs) han sido usualmente pensadas como temporalmente continuas para todo el Cenozoico y precisamente vistas como el lapso temporal entre olas sucesivas de inmigración y/o eventos evolutivos, y corresponderían en este sentido a unidades biocronológicas en el sentido de Pascual (1965) y Walsh (1998)² seguido en este trabajo.

En América del Sur, y en particular en Argentina, las “Edades Mamífero” han sido fundadas en cierto grado de identidad taxonómica y en un común grado evolutivo de las “comunidades” de mamíferos fósiles registradas, cualquiera sea la distribución geográfica de ellas y/o las diferencias litológicas en las unidades litoestratigráficas portadoras. En este sentido las “Edades Mamífero” de América del Sur (usualmente referidas como SALMAs “South American Land-Mammal Ages”), se fundamentaron en

² Walsh (1998) reconoce dos tipos de unidades cronológicas. Las geocronológicas y las biocronológicas, definiendo a estas últimas como el lapso de tiempo comprendido entre dos eventos biológicos tales como evolución, inmigración, extinción, o emigración de uno o más taxones específicos.

una sucesión temporal de faunas de mamíferos más que en el geocrón de las unidades litológicas que las contienen (Pascual *et al.*, 1965, 1966; Fidalgo *et al.*, 1975). Sin embargo, ante la falta de reconocimiento y utilización de unidades cronoestratigráficas formales por parte de los paleontólogos de vertebrados en América del Sur, y en particular en Argentina, las “Edades Mamífero” parecen haber sido conceptualmente interpretadas de diversas y confusas maneras. Tal es así que es posible encontrarlas definidas como unidades bioestratigráficas (Tonni y Quiroga, 1987), cronoestratigráficas (Marshall *et al.*, 1984), biocronológicas (Pascual *et al.*, 1965; Ortiz-Jaureguizar *et al.*, 1999), e incluso vinculadas a unidades litoestratigráficas (ver Cione y Tonni, 1995, y literatura allí citada), generando un importante grado de confusión conceptual.

Cione y Tonni (1991, 1995) propusieron el abandono de las “Edades Mamífero” para América del Sur, a las que consideraron una parataxonomía, metodológicamente distinta de la cronoestratigrafía (aunque no conceptualmente) y la geocronología. Sugirieron que las “Edades Mamífero” constituyen en realidad ‘edades’ representadas por unidades cronoestratigráficas laxamente definidas por una Zona de Oppel. De este modo se intentó resolver la ausencia de una cronoestratigrafía clara a través de la utilización de las correspondientes unidades de piso y edad, en vez de la “Edad Mamífero” tal como ejemplificaron con el reemplazo de la SALMA Uquiense por el Marplatense (Cione y Tonni, 1995). De igual modo se propuso el reemplazo de los NALMAs (e.g. Evander, 1986). Sin embargo, cabe destacar que si bien la definición formal de unidades cronoestratigráficas es deseable, la conversión de las LMAs en dichas unidades requeriría no solo de una caracterización e identificación (requisitos ya cumplidos por las unidades biocronológicas), sino además de una definición que provea los límites inferiores de la unidad [cronoestratigráfica] que debe determinarse por criterios bioestratigráficos (Woodburne, 1987); por ejemplo, a través de la primera aparición de un taxón en particular. Pero para establecer firmemente esta primera aparición se requeriría una secuencia estratigráfica de faunas consecutivamente superpuestas, continuidad que dista mucho de lo conocido para los registros del *Paleógeno* de América del Sur.

Walsh (1998) en una clara e importante distinción conceptual de los términos paleoestratigráficos, y en particular de los intervalos de roca (términos terminados en “-zona”) y lapsos temporales (términos terminados en “-cron”), indicó que no existe necesidad de redefinir las unidades biocronológicas provinciales (LMAs) como unidades cronoestratigráficas / geocronológicas (piso/edad). En efecto, Walsh (1998: p.:175) argumenta: *“Particularly in the case of LMAs, the relative diachrony of most mammalian fossilzones [³] will rarely permit us to conclude the presumed OKRs [Old Known Records] of most mammals taxa (and any golden spikes defined to correspond to them) will not become glaringly obsolete. Provincial or continental gcl/gcs [geocronological / geocronostratigraphic] units seem unnecessary anyway because global gcl/gcs units are in process of being defined, and serve the same purpose.”*

Las “Edades Mamífero” son unidades biocronológicas que conforman el sistema cronológico básico utilizado para describir las edades y la sucesión de eventos evolutivos mamalianos (Woodburne, 2004). En particular la biocronología de “Edades Mamífero” de América del Sur se ha complicado no solo por los importantes hiatos temporales que transforman a estas unidades en una asociación de biocrones no contiguos, sino también por la utilización de las mismas como si fueran en realidad unidades cronoestratigráficas y geocronológicas, y no como lo que son: el tiempo comprendido entre eventos exclusivamente paleobiológicos. La utilización de las SALMAS en la literatura paleontológica constituye, a pesar de las desafortunadas y muchas deficiencias de marcos geológicos adecuados, un importante punto de referencia para el lector. De este modo se utiliza en este trabajo el concepto de SALMAS en el sentido de Walsh (1998), más por su utilidad práctica que por pretender relegar otro tipo de unidades, litoestratigráficas, cronoestratigráficas y geocronológicas, si reconocidas formalmente, y que deberían constituir el anclaje de rigor para todas las referencias del material fósil descripto.

³ El término “*fossilzones*” referido por Walsh (1998) y enmendado por “*fossilzones*” (Walsh, 2000) indica un conjunto de estratos en una sección superpuesta dada que contiene fósiles de uno o más taxones específicos.

2.f. Consideraciones metodológicas sobre el análisis filogenético

El análisis filogenético fue realizado siguiendo los principios de parsimonia (Farris, 1982; Kitching *et al.*, 1998; Goloboff, 2003), a través del programa TNT (Tree analysis using New Technology) (Goloboff *et al.*, 1999).

Debido a la gran cantidad de información que se ha desechado de análisis filogenéticos anteriores, simplemente por la imposibilidad de determinar *a priori* las polaridades de determinados caracteres, y debido a que éste no ha sido el criterio utilizado en el presente análisis, se han incorporado una mayor cantidad de caracteres de los premolares, usualmente descartados. Esto es de suma importancia en el análisis debido a que el registro fósil de los didolodóntidos, así como el de los más tempranos litopternas, es pobre tanto en representación de taxones, como en los elementos conservados correspondientes mayoritariamente a dientes sueltos. Usualmente se considera que la inclusión de taxones caracterizados por pocos caracteres en una matriz de datos es problemática para el análisis filogenético. Frecuentemente, ante la presencia de datos faltantes, se ha considerado la exclusión de los taxones incompletos o de aquellos caracteres con un alto número de entradas faltantes. Pero estos procedimientos deberían ser desalentados ya que en el primer caso el contenido de información que un taxón puede brindar no es necesariamente proporcional a la cantidad de datos que puedan registrarse en una matriz. Por otra parte, la exclusión de caracteres puede conducir a una baja resolución en el análisis filogenético debido a que es factible excluir una potencial sinapomorfía. Diversos autores (por ejemplo Kearny, 2002; Kearny y Clark, 2003 y literatura allí citada) consideran que los datos faltantes representan estrictamente lo desconocido y no deberían ser vistos como un impedimento a la hora de considerar toda la evidencia disponible en una análisis filogenético; ni como un argumento a favor de la exclusión de caracteres o de taxones *a priori*. Además, las simulaciones realizadas para explorar este problema muestran que la adición a una matriz de datos de taxones incompletos o con entradas faltantes, no afecta negativamente las relaciones de aquellos taxones con información completa (Wiens, 2003). Debido a que los datos faltantes no conducen a la conformación de agrupamientos para los cuales no hay evidencia, se han incluido todos los caracteres considerados relevantes que

presenten un estado de carácter comparable para al menos dos de los taxones estudiados en el presente análisis, y cuyas homologías estén fundamentadas.

Una de las diferencias más importantes en relación a la codificación de los caracteres respecto a los análisis previos en donde se han incluido didolodóntidos, constituye en el presente la consideración de polimorfismos. Usualmente, ante la presencia de variabilidad intraespecífica la opción ha sido marginarlos del análisis filogenético (Campbell y Frost, 1993) o ponderar las diferencias menores como de grado específico. Pero ignorar caracteres que muestran polimorfismos en uno o más taxones terminales y que tienen importancia filogenética puede conducir a la construcción de matrices de datos con información insuficiente para reconstruir la filogenia. La otra opción, seguida en este análisis, constituye la retención del carácter polimórfico y la búsqueda de un método que permita su codificación. Sin embargo, la mayor parte de los autores no hacen mención explícita de los polimorfismos, ya sea porque descartan su utilización en el análisis o porque codifican los mismos sin explicitar el criterio seguido. Si se consideran taxones a nivel específico⁴ es posible realizar distintos tipos de codificación de polimorfismos, que fueron agrupados por Kornet y Turner (1999) en dos categorías. En la primer categoría se identifica el comienzo de una novedad evolutiva con el comienzo de un nuevo estado de carácter. Bajo esta presunción, dos tipos de reversiones pueden producirse, aquellas denominadas “suaves”, cuando una novedad evolutiva no fija desaparece de un linaje ancestral polimórfico y las denominadas “duras”, producto de la desaparición de una novedad evolutiva que fue fijada en un linaje y que es reemplazada por otra indistinguible del estado ancestral. Estas codificaciones de polimorfismos que incluyen (1) la codificación de cada estado como un carácter binario de presencia – ausencia; (2) considerar al polimorfismo equivalente al estado apomórfico; y (3) codificar al polimorfismo como un nuevo estado de carácter en una serie de transformación ordenada o desordenada. Este tipo de interpretación sustenta árboles

⁴ Para taxones supraespecíficos existe la posibilidad de dividir cada taxón polimórfico en una unidad monofilética, es decir si el taxón A presenta los estados 0 y 1, entonces se divide en dos subunidades codificándolo como $A_1 = 0$ y $A_2 = 1$. Una discusión completa de esto puede encontrarse en Simmons y Geisler (2002).

incompatibles con una filogenia más parsimoniosa (Kornet y Turner, 1999) y por lo tanto no fueron utilizados en el presente análisis.

La segunda categoría de las codificaciones comparten el hecho de considerar la fijación de una novedad evolutiva como la aparición de un nuevo estado de carácter. A diferencia del caso anterior aquí solo se producen reversiones duras, lo cual disminuye considerablemente el número potencial de homoplasias del análisis. Esta es, por otra parte, la interpretación implícita en la metodología de reconstrucción filogenética debido al rol de la fijación en el concepto de especie filogenética y en la producción de restricciones históricas (Nixon y Wheeler, 1992). Las codificaciones de los datos polimórficos que pueden considerarse dentro de esta premisa comprenden: (1) codificar el polimorfismo como desconocido “?”; (2) la consideración del polimorfismo como idéntico al estado plesiomórfico; y (3) considerarlo como una ambigüedad (Kornet y Turner, 1999). Tomar a los taxones con polimorfismos como entradas faltantes o datos desconocidos “?” para los caracteres polimórficos, permitiría a las especies ubicarse en cualquier parte del cladograma sin un costo extra para el mencionado carácter. Debe considerarse que la matriz aquí analizada se encuentra basada exclusivamente en datos del registro fósil, y que existen, por su naturaleza incompleta, un gran número de entradas faltantes. Por tal motivo, se ha buscado utilizar de la mayor cantidad de datos con señal filogenética. En tal sentido la consideración de los polimorfismos como datos desconocidos restringiría en mucho las posibles fuentes de información. Por otra parte, la codificación de los polimorfismos como equivalentes al estado plesiomórfico presuponen una determinación de la polaridad de los caracteres *a priori*. Debido a que en el presente análisis se ha preferido realizar una determinación *a posteriori* de la polaridad, el método de utilizado en este trabajo para los polimorfismos corresponde al de la codificación ambigua explicado precedentemente.

En las pocas clasificaciones de “condilartros” se ha considerado el alto grado de homoplasia de los caracteres dentales como un factor que justificaría la exclusión de los mismos en los análisis filogenéticos. En otros casos se han desvalorizado los resultados obtenidos a través de análisis filogenéticos basados en este tipo de caracteres. Por ejemplo, las similitudes entre *Didolodus* y los Phenacodontidae fueron

originalmente planteadas por Ameghino (1897, 1901), quien consideró incluso la pertenencia del primero a este grupo de “condilartros” del Hemisferio Norte. Sin embargo, el carácter estrictamente convergente de la morfología dental fue planteado por numerosos autores posteriores, quienes resaltaron además la dificultad de discriminar a los Didolodontidae respecto de otros “ungulados” de dentición bunodonte a través de los mencionados caracteres (Simpson, 1948; Cifelli, 1983a, 1993).

La importancia de caracteres postcraneales, y en particular tarsales, en análisis filogenéticos se ha fundamentado en la relación directa de la morfología del esqueleto postcraneano con el modo de vida del animal. En este sentido, el tarso constituye un elemento crucial en la caracterización de un gran número de clados de mamíferos. No obstante en contraste con las diferencias en la morfología tarsal observada entre niveles taxonómicos supraordinales, solo existen pequeñas diferencias dentro de los ordenes de mamíferos. Los Artiodactyla, por ejemplo, pueden diferenciarse por la cabeza del astrágalo (Schaeffer, 1947) respecto de otros grupos como los Proboscidea, caracterizados por la presencia de un proceso medio del astrágalo (Tassy, 1996); o los Archonta (primates, dermópteros, quirópteros y scandentios), caracterizados por la fusión de las facetas navicular y sustentacular del astrágalo (Szalay y Drawhorn, 1980 en Thewissen y Madar, 1999). Sin embargo la variación entre los Artiodactyla solo involucra pequeñas diferencias (Hussain *et al.*, 1983; Martínez y Sundre, 1995). Esto convierte a los caracteres tarsales en buenas herramientas a la hora de discriminar filogenéticamente grandes grupos, cuyo antecedente más importante en el contexto de los ungulados fósiles sudamericanos lo constituye el trabajo de Bergqvist (1996, 2002).

En sentido contrario, es decir criticando la utilización exclusiva de elementos tarsales Roth (1903b p.: 7) menciona “...éste último [el pié] nos presenta los más frecuentes casos de convergencia; precisamente en éste órgano es sumamente difícil averiguar si se trata de homología o solamente de convergencia, mientras que en la dentadura, se puede contar con la ayuda del desarrollo ontogenético...” Destaca además que las clasificaciones de los “ungulados” de América del Sur realizadas únicamente a través de elementos tarsales no genera agrupaciones naturales. Si bien

sus comentarios no se encuentran orientados en los conceptos cladísticos, el sentido final de sus palabras es exactamente equivalente.

El preconcepto de considerar el grado de homoplasia de determinado tipo de carácter independientemente y descontextualizado de un análisis filogenético determinado, solo provoca una gran pérdida de información, y un criterio *a priori* sobre la utilidad o no de los caracteres. Desde el punto de vista teórico, siguiendo el principio de simplicidad o parsimonia (Kitching *et al.*, 1998), esto no se debería asumir *a priori*, ya que el grado de homoplasia de los caracteres dependerá del resultado del análisis y no de que los mismos sean de origen dental o tarsal. Prothero *et al.* (1988), Cifelli (1993), Wyss y Flynn (1993) y Horovitz (2004), entre otros, consideraron la importancia de la utilización de caracteres dentales y postcraneales para el establecimiento de las relaciones filogenéticas de mamíferos. Así como los elementos tarsales se vinculan con los hábitos de vida de los mamíferos, y en particular con su locomoción; la morfología dental guarda una estrecha relación con los hábitos tróficos. Por lo tanto, en un análisis que considere jerarquías taxonómicas supragenéricas, es probable que los caracteres dentales revistan un alto grado de homoplasia; por el contrario a nivel específico brindan información insoslayable para el análisis filogenético. En el marco del presente análisis se discutirán las relaciones de taxones a nivel específico, para lo cual, tal como se demuestra en el presente trabajo, los caracteres dentales constituyen una herramienta importantísima, aunque no excluyente.

Por otro lado, la totalidad de los taxones analizados se encuentran representados y han sido definidos sobre la base de elementos dentales. Hasta el momento se desconocen esqueletos completos o restos postcraneales que hayan sido descubiertos en asociación directa con los restos dentales. Y si bien numerosos elementos postcraneales, y en particular tarsales, han sido adjudicados a algunos de los taxones aquí analizados, no todos se han incorporado como caracteres en el presente análisis filogenético. El uso de los mismos se ha restringido a aquellos restos cuya reasociación se encuentra fundamentada por un criterio racional explícito y ha podido ser contrastada por observación directa.

Otro aspecto importante del análisis filogenético tiene que ver con la utilización de “pesos implicados”. Si bien la determinación de pesos diferenciales previamente al análisis filogenético constituye un procedimiento tan arbitrario como el ordenamiento de los caracteres, la asignación de pesos diferenciales en función del comportamiento de los caracteres durante el análisis solo enfatiza el análisis de parsimonia. En efecto, el esquema de pesado utilizado se fundamenta en la idea que los caracteres con una mayor tendencia a la homoplasia⁵ son menos confiables (Farris, 1969). En este sentido, aquellos caracteres que han fallado repetidamente al momento de ajustarse a la topología de un cladograma determinado es muy probable que fallen nuevamente en el futuro, y son los menos indicados para predecir con precisión la distribución de un carácter aún no observado (Goloboff, 1993).

Otros métodos de pesados tales como el pesado sucesivo, una vez obtenido el árbol más parsimonioso a partir de una matriz en donde todos los caracteres tienen el mismo peso, le asigna un mayor peso a aquellos caracteres que presenten un índice de consistencia re-escalado más elevado y se vuelve a generar un cladograma. Este proceso es iterativo, de modo que se repite hasta obtener árboles con índices de consistencia y retención estables (Farris, 1989). De este modo, un árbol que es más corto al utilizar los pesados sucesivos implícitamente es un árbol que resuelve el conflicto de caracteres a favor de aquellos que presentan menos homoplasia en el árbol, el cual es entonces autoconsistente. Sin embargo, la autoconsistencia de un árbol es una condición necesaria pero no suficiente (Goloboff, 1993). Por tal motivo, la técnica de pesos implicados se diferencia por calcular el peso de un carácter como una función del “ajuste” (*fit* en el original) del carácter a un árbol determinado. El ajuste o *fit* de cada carácter se mide como una función de su homoplasia, y el ajuste total del árbol corresponderá a la suma de los ajustes de los caracteres. De entre todos los árboles se elige aquel de mayor “ajuste” (Goloboff, 1993).

2.g. Consideraciones sobre los materiales estudiados

⁵ Que puede ser entendida metodológicamente como la discordancia entre un carácter específico y un determinado árbol filogenético.

En este apartado se discuten determinados restos postcraneales referidos en la literatura científica a los didolodóntidos, de los cuales no puede aseverarse que correspondan en efecto a algún miembro de esta familia. Los problemas que se discuten a continuación se deben a la falta de un criterio explícito que justifique las asignaciones propuestas, a la pérdida de los materiales referidos a determinados taxones, o a interpretaciones erróneas relevadas de la literatura. Si bien no se conocen restos postcraneales descubiertos en asociación directa con los dentales para ninguno de los taxones de didolodóntidos, diversos autores han reasociado algunos restos postcraneales a través de la alta correlación existente entre el tamaño de los molares y el tamaño corporal, utilizando, por ejemplo, el área del m2 y el largo total del astrágalo (Cifelli, 1982b; Bergqvist, 1996; Muizon *et al.*, 1998). Simultáneamente, los autores consideraron la coherencia en la abundancia relativa de restos. Esto significa que la preservación de los restos dentales asignados a un determinado taxón, es directamente proporcional a la de los restos tarsales. Estas asignaciones, si bien provisorias, brindan un criterio y una metodología racional que las fundamentan, permitiendo algún tipo de discusión sobre la identidad de los materiales.

Varios de los materiales descritos por Ameghino no han podido ser localizados y tampoco cuentan con revisiones precedentes. Entre estos, Ameghino (1905) ilustra y describe un astrágalo izquierdo y lo refiere sin aclaraciones a *A. subtrigona*. El material proviene del “...Cretáceo superior de Patagonia (notostylopense, parte basal).” (*sic* Ameghino *op. cit.*). Éste material podría provenir de la misma localidad y niveles que los restos dentales que fundamentaron la creación de *A. subtrigona*. Desafortunadamente no existen datos exactos sobre la procedencia de los materiales tipo de este taxón. Los únicos datos de procedencia fueron aportados por Simpson (1948) quien refiere restos dentarios a *Asmithwoodwardia* cf. *subtrigona* procedentes de la zona de Cañadón Vaca, lo que correspondería a la SALMA Casamayorensesubedad Vaquense (Cifelli, 1985); además, los asignados en el presente trabajo a *Asmithwoodwardia subtrigona* de la localidad de Paso del Sapo. Más allá de la incertidumbre en lo concerniente a las localidades de procedencia de los restos, los dientes corresponden al “ungulado” bunodonte más pequeño y, en tal sentido, el astrágalo asignado por Ameghino (1905) tiene un tamaño apropiado según lo que

puede inferirse de la escala de la ilustración (no brinda las medidas exactas), pero el astrágalo no ha podido ser localizado hasta la fecha (Cifelli, 1983b; 1993; Bergqvist, 1996). El astrágalo ilustrado carece de foramen astragalar, presenta un cuello largo, con la cabeza poco expandida lateralmente y no marcadamente diferenciada del cuello. La faceta para el navicular está muy extendida tanto dorsal como ventralmente. La tróclea presenta forma de carretel con las crestas bien marcadas. La faceta sustentacular es alargada pero no se extiende sobre la cabeza del astrágalo, y la ectal es levemente oblicua. Este astrágalo (MACN 10732) concuerda bastante con la morfología de un astrágalo atribuido sin mayores justificaciones a *Lambdaconus porcus*, diferenciándose este último fundamentalmente este último por su mayor tamaño, una faceta ectal más corta, y por ser derecho y no izquierdo como el ilustrado. Aunque debido a lo expuesto no se ha podido realizar una comparación directa, el astrágalo figurado por Ameghino como *Asmithwoodwardia subtrigona* recuerda en mayor medida a los asignados a *Miguelsoria parayirunhor* (Cifelli, 1983b; Bergqvist, 1996).

Ameghino (1904c) refiere con dudas un astrágalo izquierdo a *Didolodus*. Este material tampoco ha podido ser localizado y no ha sido mencionado posteriormente en la literatura científica, pero lo que se observa de las ilustraciones y las descripciones difiere sustancialmente del referido por el mismo autor a *Asmithwoodwardia subtrigona*. Las principales diferencias radican en la presencia de un foramen astragalar, un surco para el tendón del flexor digital profundo, las crestas trocleares menos marcadas, una cabeza más ancha y mejor diferenciada, el cuello más corto, la expansión distal de la faceta sustentacular escasamente delimitada de la faceta navicular, la presencia de un importante surco interóseo que separa la faceta sustentacular de la porción proximal de la troclea. También contrasta con las reasociaciones realizadas para *Paulacoutoia protocenica* o *Lamegoia conodonta* (Bergqvist, 1996), ya que la faceta maleolar media no se extiende hasta la cabeza del astrágalo ni presenta su porción distal recurvada medialmente.

Ameghino (1904c) también refiere un fragmento de astrágalo muy deteriorado a *?Argyrolambda conidens* (= *Didolodus multicuspis*) indicando “...en todos los caracteres de las partes que se conservan en buen estado coincide completamente

con el de *Ectoconus*; supongo que procede de *Argyrolambada*, que por la dentadura presenta un gran parecido con el género norteamericano arriba mencionado.” (Ameghino, 1904c p. : 410). Sin embargo, de los pocos caracteres observables en la ilustración no permiten una confirmación de sus observaciones.

Entre los materiales tarsales descriptos y atribuidos por Ameghino a condilartros, el astrágalo referido a *Notoprotogonia trigonalis* (Ameghino, 1904c, p. 406 fig. 52) corresponde a MACN 10684. Un segundo resto, MACN 10685, también rotulado como *Notoprogonia*, no ha sido descripto por Ameghino pero presenta las mismas características que el anterior. En líneas generales, son similares al referido con dudas por el mismo autor a *Didolodus*, por la presencia de foramen astragalar. Pero a diferencia de los materiales reasociados a didolodóntidos itaboraienses, la faceta maleolar media no se extiende hasta la cabeza del astrágalo, ni presenta su porción distal recurvada medialmente; carece de la amplia expansión transversal de la cabeza, y presenta un importante desarrollo de las crestas trocleares. Estos astrágalos no parecen responder al patrón astragalar conocido para los Litopterna, y son comparables con la morfología astragalar de los Notoungulata. En todo caso, su asignación no es precisa.

Simpson (1948) menciona un número no determinado de astrágalos referibles a didolodóntidos, sin identificar con número ni repositorio (este último presumiblemente AMNH) pero indicando que no se trata de aquellos referidos por Ameghino (1904c, 1905) y que fueran discutidos precedentemente en este capítulo. Si bien las similitudes con el tipo astragalar presente en los fenacodóntidos constituye uno de los elementos considerados por Simpson (1948) como argumento para incluir a los Didolodontidae en los Condylarthra, no discute ni ilustra los mencionados elementos astragales. De estos materiales, el único que ha sido considerado posteriormente corresponde a un astrágalo izquierdo, AMNH 117457, atribuido por Cifelli (1983b) a ? *Didolodus* sp. y posteriormente considerado como *Didolodus* en un análisis filogenético (Cifelli, 1993). Este material no fue ilustrado ni descripto en ninguno de los trabajos mencionados, y además el criterio de su asignación no fue explicitado.

Desafortunadamente, no existen datos certeros de su exacta procedencia estratigráfica, probablemente los bancos casamayorenses del Lago Colhué-Huapi (Cifelli, 1983b), ni de la presencia de restos dentales asociados. Los escasos autores que contribuyeron posteriormente al conocimiento del posible postcraneo de los didolodóntidos, no solo omitieron este material en sus análisis sino que no refirieron ningún resto postcraneano a *Didolodus* (Bergqvist, 1996; Muizon y Cifelli, 2000).

El astrágalo en cuestión, AMNH 117457, (figura 2.g.l.) presenta una tróclea ancha, excavada en menor grado que en los litopternas pero mucho más marcada que en los astrágalos reasociados a los Kollpaniinae (Muizon *et al.*, 1998). También presenta similitudes con aquellos referidos a primitivos Notoungulata tales como *Colbertia magellanica* (MCT 1343 y MCT 2362), donde no se observan las especializaciones propias de los Litopterna. *Colbertia magellanica* se diferencia del resto aquí descrito por presentar un cuello mucho más corto, una cabeza más pequeña y poco expandida transversalmente, la faceta para el navicular más restringida, la cual en vista plantar muestra una tendencia a la continuidad con la faceta sustentacular. La faceta maleolar media también se expande sobre la cabeza del astrágalo en MCT 1343, si bien este rasgo no es tan evidente en MCT 2362.

Las mayores similitudes parecen encontrarse con aquellos astrágalos reasociados a didolodóntidos de la localidad de Itaboraí (*Paulacoutoia protocenica* y *Lamegoia conodonta*) la expansión de la faceta maleolar media sobre la porción proximal de la cabeza del astrágalo, un cuello bien diferenciado de la cabeza expandida lateralmente, el desarrollo de la faceta para el navicular prácticamente expandida por sobre toda la cabeza. En vista plantar, el resto se encuentra partido, no pudiéndose observar claramente la parte proximal. Sin embargo, se observa un orificio que podría corresponder al foramen astragalar. También comparte con los taxones itaboraienses una faceta sustentacular bien separada de la cabeza. El resto muestra además ciertas similitudes con aquellos pertenecientes al “condilartro” de América del Norte *Phenacodus primaveus*. El astrágalo de este último (AMNH 4403 y AMNH 15262) presenta una troclea con forma de carretel más acentuada, siendo las crestas trocleares más prominentes, y en particular la cresta troclear derecha de mayor tamaño. El cuello parece algo más extenso y la faceta maleolar media no se

encuentra expandida distalmente sobre la cabeza del astrágalo. Las faceta ectal parece ser mucho más cóncava en *Phenacodus* que en AMNH 117457, si bien la misma no puede observarse completamente en este último resto.

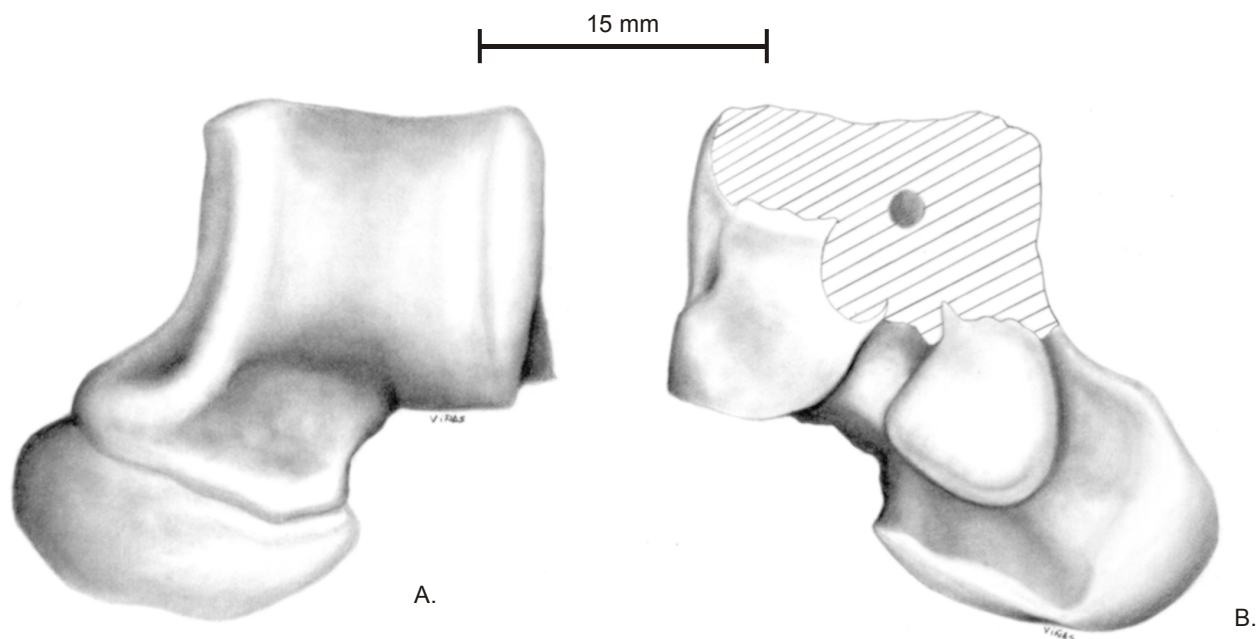


Figura 2.g.I. Astrágalo AMNH 117457 A. vista dorsal y B. vista plantar

El grado evolutivo y los caracteres generales recuerdan en efecto a los astrágalos reasociados a didolodóntidos itaboraienses. Sin embargo, a falta de un contexto estratigráfico que permita analizar la abundancia relativa de los restos asociados a este astrágalo, así como por la imposibilidad de descartar que las medidas del mismo pudieran corresponder a algún otro taxón, no es posible realizar una justificación de la asignación de este resto a ningún taxón en particular.

Un astrágalo proveniente de São José de Itaboraí, en Brasil, AMNH 109555, fue analizado por Thewissen y Madar (1999) quienes lo refirieron a *Asmithwoodwardia*. Sin embargo, dejando de lado el resto tarsal descrito por Ameghino (1905), ningún

otro ha sido descubierto en asociación directa o reasignado a través de métodos de regresión y abundancia relativa a éste género, y en particular a la referida especie de Itaboraí, *Asmithwoodwardia scotti* (Cifelli, 1983b; 1993; Bergqvist, 1998), que podría corresponder a la mencionada por Thewissen y Madar (1999). Según lo que he interpretado la mención de Thewissen y Madar (1999), se debe a que Cifelli (1983b) asignó 15 astrágalos a *Ernestokokenia parayirunhor*, y posteriormente creó para esta especie un nuevo género: *Miguelsoria* (Cifelli, 1983a). Thewissen y Madar (1999) desconocieron u omitieron el nuevo género, considerando el astrágalo como *Ernestokokenia*. Luego siguiendo la sistemática de McKenna y Bell (1997), quienes sobre la base de las observaciones de Simpson (1948) consideraron a *Ernestokokenia* como sinónimo junior de *Asmithwoodwardia* (sic), ubicaron al mencionado astrágalo en dicho género. Algo similar se ha observado en todos los materiales y calcos con repositorio AMNH que fueran referidos originalmente al género *Ernestokokenia*, y que se encuentran actualmente determinados como *Asmithwoodwardia*.

Entre los materiales examinados en las colecciones del Museo de La Plata, existen diversos astrágalos designados como *Didolodus* sp. (sic). Estos materiales corresponden a tres astrágalos derechos (MLP 59-II-24-215; MLP 59-II-24-213; MLP 59-II-24-578) y uno izquierdo (MLP 59-II-24-504) colectados durante febrero de 1959 y provenientes de estratos de Edad Casamayorenses del Cerro Guacho, Provincia de Chubut, Argentina (ver lámina 16). Como se expresó, estos restos han sido ingresados a la colección como *Didolodus* sp. pero sin aclaración del criterio utilizado para dicha asignación. Los astrágalos parecen haber sido referidos a *Didolodus* por la abundancia relativa de los elementos dentales referibles a este género durante el descubrimiento de los mismos, como puede deducirse de las fechas de descubrimiento de los molariformes y de los astrágalos. Pero existen otros cuatro astrágalos recolectados con anterioridad en la misma localidad y en los mismos estratos (ver Lámina 16). Los restos corresponden a dos elementos derechos (MLP 56-XII-18-199, MLP 56-XII-18-200) y dos izquierdos (MLP 56-XII-18-198, MLP 56-XII-18-201) que han sido ingresados como pertenecientes a un Notoungulata,

Notostylops sp. para el que tampoco se conocen asociaciones directas de materiales dentarios y tarsales. El conjunto de ocho astrágalos mencionados presentan la misma morfología, con pequeñas variaciones menores en cuanto al tamaño. Una evaluación preliminar de los materiales, correlacionando las medidas de los molares y de los astrágalos no ha permitido ratificar la asignación a *Didolodus multicuspis* de modo excluyente. *Notostylops* sp. también cuenta con una alta representatividad de restos dentales en dicha localidad, y muestra valores similares en el área de sus molares (Gelfo y Picasso, 2003a). El análisis cualitativo de los caracteres astragales muestra que se distinguen de los referidos a los Mioclaenidae Kollpaniinae (Muizon et al., 1998) en vista dorsal por la presencia de crestas trocleares bien definidas y una cabeza astragalar de posición más interna. En vista ventral, la faceta sustentacular se proyecta sobre la cabeza del astrágalo; la faceta ectal es cóncava alargada y oblicua en relación al eje mesiodistal del astrágalo. Estos astrágalos también se distinguen de aquellos conocidos para los Litopterna por la presencia de un amplio foramen astragalar en la cara más anterior de la tróclea. Éste se abre paso en la cara plantar desembocando en un ancho y profundo surco interóseo. Todos estos caracteres pueden considerarse como generalizados y se reconocen en efecto para los astrágalos reasignados a los Didolodontidae del Paleoceno de Itaboraí (Cifelli, 1983b; Bergqvist, 1997). Sin embargo, existen caracteres sustancialmente importantes como la presencia de una pared lateral más oblicua, el escaso desarrollo transversal de la cabeza, y la restricción de la faceta maleolar media a la tróclea, que diferencian estos astrágalos de los reasociados a *Paulacoutoia protocenica* y *Lamegoia conodonta*. Los mencionados astrágalos de la colección MLP presentan las mayores similitudes con los de notoungulados tales como *Colbertia magellanica* de la SALMA Itaboraiense (Paula Couto, 1952b; Bergqvist, 1997), en particular por el desarrollo de la protuberancia media del cuerpo astragalar. Los restos de *C. magellanica* se diferencian de los de MLP por caracteres menores. Estos comprenden un mayor desarrollo de la faceta sustentacular y del surco para el flexor digital profundo, que se extiende por encima del foramen astragalar como una excavada corredera, que muestra un mayor desarrollo en la cara plantar. Considerando estas similitudes, es importante destacar que los astrágalos en cuestión no se encuentran asociados a

restos de *Colbertia*, pero sí existen otros Notoungulata con una gran abundancia de restos. Entre estos se destaca *Notostylops*, para el cual tampoco se conocen restos tarsales en asociación directa, y como se expresó anteriormente presenta una abundancia relativa incluso mayor que la de *Didolodus*. En síntesis, los astrágalos del MLP referidos precedentemente no parecen poder reasociarse a este último género, y si bien la asignación a *Notostylops* deberá ser contrastada, parece ser al menos desde un punto de vista cualitativo, la más acertada (Gelfo y Picasso, 2003a).

3. PROCEDENCIA GEOGRAFICA Y MARCO GEOLÓGICO Y TEMPORAL

3.a. Introducción.

Los Didolodontidae constituyen un grupo exclusivamente restringido a América del Sur. Han sido registrados en diversas localidades de Patagonia (Ameghino, 1906; Simpson, 1948, 1967a y b), en Antofagasta de La Sierra, Provincia de Catamarca (López, 1997), en la localidad de Salla en Bolivia (Soria y Hoffstetter, 1983) y en la localidad de São José de Itaboraí, Río de Janeiro, Brasil (Paula Couto, 1978). De estas zonas, la más importante debido a la mayor concentración de yacimientos en donde se han coleccionado didolodóntidos, y por la diversidad de taxones descubiertos, la constituye la Patagonia Argentina.

Se han realizado escasos intentos para definir formalmente unidades cronoestratigráficas y geocronológicas, a niveles de Piso y Edad para el Paleógeno de América del Sur. Numerosos términos han sido propuestos como pisos, pero nunca definidos como unidades de roca, generando una importante confusión entre unidades de distinta naturaleza (Savage 1962; Pascual *et al.*, 1965, 1966; Simpson, 1971). Por otra parte, los numerosos vertebrados fósiles descubiertos en los estratos no marinos de Patagonia conforman la base de lo que ha sido la zonación de las faunas de mamíferos o “Edades Mamífero”¹, de amplia aplicación en América del Sur (Marshall *et al.*, 1984). De este modo, si bien los cambios relativos en las características de los vertebrados se mostraron como un medio efectivo para establecer una cronología relativa consistente y de considerable resolución, la ubicación de las “Edades Mamífero” en la escala de tiempo absoluto permanece en muchos casos incierta, debido al carácter peculiar y autóctono de los mamíferos sudamericanos, que impide un cotejo directo con las de otras partes del mundo. Además, las escasas dataciones isotópicas y análisis paleomagnéticos, así como la dificultad de realizar correlaciones estratigráficas entre localidades distantes, restringe muchas veces las asignaciones

¹ Ver: **2.e.** Consideraciones sobre el marco geológico.



Figura 3.a.I.: Localidades fosilíferas de América del Sur mencionadas en este trabajo

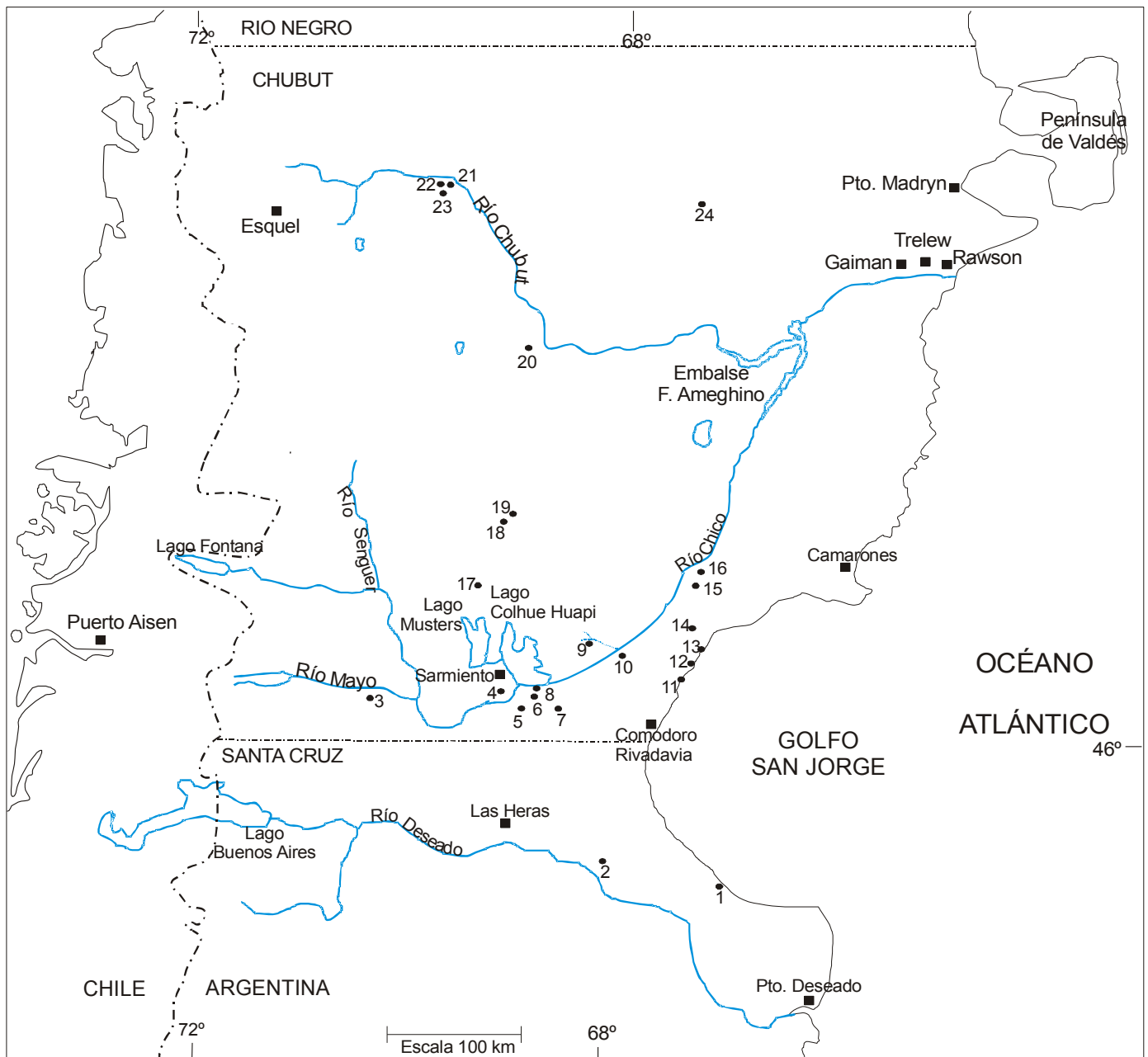


Figura 3.a.II.: Localidades fosilíferas Patagónicas mencionadas en este trabajo:

1. Cañadón Lobo o Cañadón Tournouër. 2. Pico Truncado. 3. Río Mayo. 4. Cerro Abigarrado. 5. Cerro Blanco. 6. Las Flores. 7. Valle Hermoso. 8. Gran Barranca (Barranca Sur del Lago Colhue Huapi). 9. Cañadón Vaca. 10. Cañadón Hondo. 11. Pico Salamanca. 12. Bajo Palangana. 13. Punta Peligro. 14. Cerro Redondo. 15. Cabeza Blanca. 16. sitio Este de Río Chico. 17. El Pajarito o Cerro Humo. 18. Scarrit Pocket. 19. Tapera de Lopez. 20. Paso de Indios. 21. Paso del Sapo. 22. Laguna Fría. 23. La Barda. 24. La Colonia.

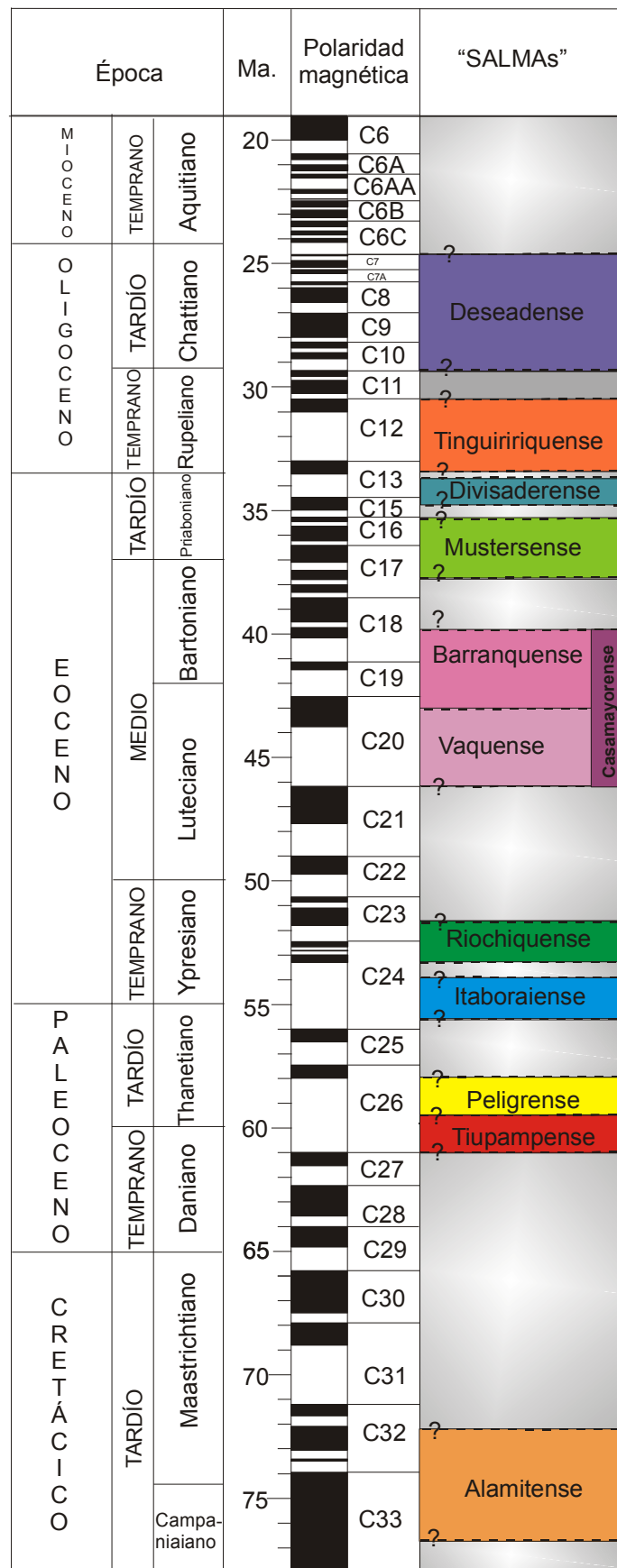


Figura 3.a.III. Escala geocronológica y distribución temporal de las SALMAs consideradas.

temporales a una discutida biocronología. Un interesante conflicto entre los datos independientes de la fauna y el grado de desarrollo evolutivo de la misma se plantea más adelante al discutir la antigüedad relativa de las SALMAs Peligrense y Tiupampense.

Las importantes colecciones de fósiles y su ordenamiento cronológico relativo se desarrollaron ampliamente durante finales del siglo XIX y las primeras décadas del siglo XX, lo que ha sido plasmado en importantes síntesis tales como la de Ameghino (1906). Sobre esta base Simpson (1933a, 1935a, b, 1940) realizó importantes contribuciones a la estratigrafía de Patagonia, brindando una clara distinción conceptual entre unidades de tiempo y unidades de roca. En sus trabajos confirma además que las capas portadoras de los conjuntos faunísticos sucesivos estaban físicamente separadas por superficies de incisión erosivas (Simpson, 1940). Estas observaciones se condicen con las tempranas observaciones de diversos estudiosos de vertebrados fósiles quienes destacaron que si bien el registro representaba un continuo evolutivo, eran notorios determinados “saltos” atribuidos a lagunas en la sucesión sedimentaria de las localidades patagónicas. Por tal motivo, así como por una falta considerable de dataciones absolutas, referenciar temporalmente los materiales aquí analizados ha sido una tarea difícil e inevitablemente anclada a las tradicionales unidades biocronológicas (LMAs). En el siguiente apartado se discuten diversos aspectos geológicos, biocronológicos y geocronológicos de las localidades portadoras del material aquí estudiado.

3.b. Localidades con faunas tiupampenses y peligrenses

En la localidad de Punta Peligro, en el Golfo San Jorge, Provincia de Chubut, afloran los sedimentos del Banco Negro Inferior (BNI), Miembro Hansen de la Formación Salamanca (Andreis *et al.*, 1975; Legarreta y Uliana, 1994). Los mamíferos recuperados de dicha unidad fueron originalmente considerados como pertenecientes a la “Edad Mamífero” Tiupampense (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990). Esta última fue definida sobre la base de otra importante localidad del Paleoceno Temprano de América del Sur, registrada para la Formación Santa Lucía en la localidad boliviana de

Tiupampa. Ambas localidades fueron consideradas como danianas y contemporáneas entre sí (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990, 1991). Posteriormente, y sobre la base del registro de mamíferos, se reconoció una diferencia entre ambos conjuntos faunísticos atribuible a diferencias cronológicas, y se constituyó la SALMA Peligrense (Bonaparte *et al.*, 1993). La SALMA Peligrense registra una mezcla de mamíferos de diversos linajes y orígenes paleogeográficos: terios, derivados de grupos laurásicos; Ornithorhynchidae, probablemente originados en Australia considerando los registros más antiguos de *Steropodon galmani* Archer *et al.*, 1985 y *Teinolophos trusleri* Rich *et al.*, 1999, del Cretácico Temprano de Australia (Musser, 2003); Dryolestida y Gondwanatheria derivados de grupos nativos de Gondwana. Tal como fue originalmente concebido, el Peligrense fue postulado como una “Edad Mamífero” algo más moderna que el Tiupampense, si bien ambas fueron consideradas como de edad daniana, y más antiguas que la SALMA Itaboraiense. Posteriormente diversos autores han cuestionado la edad relativa de ambas faunas, y por el momento no existe un acuerdo en cuanto a la antigüedad del Tiupampense y del Peligrense, debido a la ausencia de dataciones absolutas, promotoras de evidencia independiente. En esta sección se discuten brevemente los datos geológicos y faunísticos que apoyan una u otra postura y se fundamenta la opinión seguida en este trabajo sobre la mayor antigüedad del SALMA Tiupampense respecto del Peligrense.

En referencia a las asignaciones de las unidades litoestratigráficas mencionadas a determinados crones de polaridad, Marshall *et al.* (1981) mencionaron que muestras aisladas de Punta Peligro registraron polaridad reversa, lo que permitiría interpretar conjuntamente con las polaridades reversas de la suprayacente Formación Río Chico en la localidad de Cerro Redondo, como indicadores de que el BNI presenta una posición inferior en una zona de polaridad reversa. Determinaron a través de edades K-Ar obtenidas de un punto infrayacente y otro suprayacente al BNI, aunque no exactamente en la localidad de Punta Peligro, que su antigüedad no podría ser más moderna que el Cron 27. Una de las dataciones provino de un basalto, ubicado debajo de la Formación Salamanca, en una localidad al Oeste de Punta Peligro; la otra datación procede aparentemente, de la parte más inferior de la Formación Río Chico (Marshall, 1982). Sin embargo, Bonaparte *et al.* (1993) pusieron de manifiesto las

dificultades a la hora de referenciar determinados estratos con cronos en esa zona. Indicaron que el espesor estratigráfico de la Formación Río Chico entre el BNI y el más próximo dato paleomagnético, es mayor que el correspondiente a cualquiera de las dos zonas próximas más altas de polaridad magnética. Por tal motivo, consideraron que la existencia de una discontinuidad entre la porción cuspidal de la Formación Salamanca y la Formación Río Chico en la localidad de Punta Peligro, indica la existencia de un intervalo de tiempo no registrado que podría corresponderse con un evento de polaridad normal para los niveles inferiores de la primer unidad mencionada y los superiores de la segunda, suprayacentes al BNI (Bonaparte *et al.*, 1993.)

Estudios posteriores determinaron que el Banco Negro Inferior se encuentra ampliamente extendido en la costa sudeste de la provincia de Chubut y no sería sincrónico a lo largo de su extensión areal (Somoza *et al.*, 1995), puesto que en el área de Cerro Redondo, tanto el BNI como los 90 metros de sedimentos suprayacentes presentan una polaridad paleomagnética atribuible al Cron 26r (Marshall *et al.*, 1981) al cual Cande y Kent (1992, 1995) le asignan una antigüedad comprendida entre 58.413 MA para el Cron 26r-1 y 60.360 para el Cron 26r-7. En las localidades ubicadas al norte de Punta Peligro, en las Estancias El Gauchito y Las Violetas, el BNI se encuentra correlacionado con el Cron 27r (Somoza *et al.*, 1995) pudiéndose referir su antigüedad entre 63.3 y 61.9 MA (Cande y Kent, 1992, 1995). Esta variación latitudinal en los sedimentos del BNI ha sido interpretada como un gradiente producido por la retracción del mar Salamanquense, responsable de la depositación de dichos sedimentos. Marshall *et al.*, (1997) consideraron la base del BNI en la localidad de Punta Peligro, como el límite Daniano-Salendiano, relacionado con el Cron 26r. También lo correlacionaron con la base de la Formación Santa Lucía en Tiupampa, Bolivia. Puesto que la fauna de mamíferos de Tiupampa provendría de la porción media de la Formación Santa Lucía, concluyeron que la fauna Peligrense es más antigua que la Tiupampense. En este trabajo por no haberse contrastado a través de una análisis independiente, se aceptan las asignaciones del BNI al Cron 26r. Sin embargo, e incluso aceptando la correlación entre la Formación Salamanca y la Formación Santa Lucía, asumir que los niveles portadores de la fauna tiupampense son más modernos por su posición más alta en una columna estratigráfica no parece

apropiado sin la existencia de un análisis de las tasas de sedimentación, que indique que las mismas son similares para localidades tan distantes (ver figura 3.a.I. y 3.a.II.) Por tal motivo, considero que no existen firmes elementos geológicos que justifiquen una mayor antigüedad del Peligrense respecto del Tiupampense a través del intento de correlacionar las respectivas localidades.

Otro argumento en función de la mayor antigüedad del Peligrense tiene que ver con interpretaciones faunísticas. Un análisis multivariado de la composición faunística realizado por Ortiz-Jaureguizar *et al.* (1999) concluyó que la fauna Peligrense se encuentra más vinculada con la SALMA Alamitense del Cretácico Tardío de Patagonia (figura 3.a.III.). Esta fauna ha sido recuperada de las localidades de Los Alamitos en la Provincia de Río Negro, y La Colonia, en la Provincia de Chubut. Aún cuando estas conclusiones parecen apoyar las opiniones de Marshall *et al.* (1997), es importante destacar que la baja similitud que se observa en el análisis entre las SALMAs Alamitense, Peligrense y Tiupampense, así como la fauna de la denominada “*Zona de Carodnia*” de Simpson (1935a), se encuentra muy influenciada por el bajo número de taxones conocidos en algunas de las localidades, pero por sobre todo por el alto grado de endemismo. De hecho, la relación del Peligrense con el Alamitense se debe a la presencia común de un único taxón supragenérico, la familia Sudamericidae (Ortiz-Jaureguizar *et al.*, 1999). El hecho de que se hayan considerado como variables taxones de rango genérico y familiar a fin de permitir la relación entre faunas sin especies comunes (como el Alamitense y el Peligrense), y al mismo tiempo no subestimar las diferencias entre éstas, no parece ser suficiente a la hora de explicar las peculiares diferencias faunísticas entre ambas SALMAs. En efecto, si bien el vínculo entre la fauna de la localidad de los Alamitos y de Punta Peligro puede incrementarse si se incorporan al análisis datos posteriores tales como el registro de un Dryolestida en la SALMA Peligrense (Gelfo y Pascual, 2001), es importante alertar sobre ciertos puntos que a continuación se detallan. Es posible que las relaciones entre las SALMAs Peligrense y Tiupampense se hayan sobrevaluado si se considera que los “condilartros” de Punta Peligro, endémicos a nivel genérico fueron considerados como Mioclaenidae (Bonaparte *et al.*, 1993). Esto se debe a que el descubrimiento de nuevos materiales correspondientes a la dentición superior de

Escribania chubutensis y *Raulvaccia peligrensis* permiten confirmar la referencia de estos taxones a los Didolodontidae (Gelfo, 1999; 2004), tal como se explica en los análisis filogenéticos del presente trabajo. Esto desvincula al Peligrense del Tiupampense, y lo relaciona con las “Edades Mamífero” más posteriores, ya que los didolodóntidos presentan una amplia distribución en SALMAs indudablemente más modernas como el Itaboraiense, Riochiquense y Casamayoreense (ver más adelante figura 8.c.III.).

Además, a diferencia del prácticamente continuo registro fósil del Hemisferio Norte, en América del Sur existe un importante hiato en el registro de mamíferos alrededor del límite Cretácico-Terciario (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1992; Pascual, 1998; Pascual y Gelfo, 2004). En este contexto es factible discutir hasta qué punto la inferencia de una mayor antigüedad para el Peligrense se sustenta en el hecho de compartir taxones del rango familiar con el Alamitense. Metodológicamente, sería necesario sopesar si todos los taxones aportan información del mismo tenor a la hora de establecer las similitudes entre las faunas, en particular considerando eventos biológicos tales como migraciones o extinciones.

Los mamíferos gondwánicos no estuvieron acotados en su distribución areal a las localidades de los Alamos y la Colonia. Se encontraban ampliamente distribuidos durante el Mesozoico, tal como lo evidencia el registro de Gondwanatheria en el Cretácico Tardío de Madagascar, representados por *Lavanify miolaka* Krause, *et al.*, 1997; dos taxones innominados, uno de la India (Anantharaman y Das Sarma, 1997; Krause *et al.*, 1997), y otro del Grupo Red Sandstone del Cretácico de Tanzania en África (Krause *et al.*, 2003). Además, los molariformes mamalianos provenientes de la localidad de Pajcha Pata en el Cretácico Tardío de Bolivia (Gayet *et al.*, 2001) descritos dentalmente como terios, y que considerando la evidencia fotográfica parecen corresponder a drioléstidos, al igual que el supuesto marsupial del Cretácico de la Formación Río Colorado, en la provincia de Río Negro (Goin *et al.*, 1986). Si esto se confirma, los drioléstidos también habrían tenido una distribución más amplia durante el Mesozoico. De este modo la presencia de Gondwanatheria y Dryolestida en localidades del Paleógeno de América del Sur podría ser una contingencia histórica de la restricción de una distribución gondwánica más amplia. En este sentido la presencia

de mamíferos representantes de linajes mesozoicos en la SALMA Peligrense, no constituye a mi entender evidencia positiva para argumentar a favor de la mayor antigüedad de esta fauna respecto de la de Tiupampa (donde se encuentran ausentes estos linajes). Su presencia podría explicarse mejor como consecuencia de la supervivencia diferencial de algunos grupos más allá de la extinción del Cretácico-Terciario para determinadas localidades.

Hasta el momento, el registro fósil muestra que los grupos de mamíferos mesozoicos gondwánicos sobrevivieron en altas latitudes de América del Sur durante el Paleoceno, pero se extinguieron en otras áreas que anteriormente pertenecieron a Gondwana. Es posible que condiciones particulares que operaron en Patagonia (Gelfo y Pascual, 2001) y la Antártida (Reguero *et al.*, 2002) hayan actuado como refugios para los Gondwanatheria y los Dryolestida. Es importante destacar el grado de aislamiento existente durante el Paleoceno entre Patagonia + Antártida, respecto del resto de América del Sur. La ingresión marina del mar Salamanquense, que depositó gran parte de los sedimentos de la Formación Salamanca durante el Maastrichtiano-Daniano, pudo haber estado vinculada con el aislamiento del bloque Patagonia + Antártida, respecto a las bajas latitudes de América del Sur (Pascual *et al.*, 1996; Ortiz Jaureguizar, 1996; Pascual, 1998; Wilson y Arens, 2001). El registro palinológico, sedimentológico y la evidencia faunística, sugieren que dicho mar epicontinental ha jugado un importante rol en el establecimiento de biotas terrestres diferenciadas en el Norte y Sur de Sudamérica durante el Maastrichtiano y el Paleoceno (Wilson y Arens, 2001). Este mar parece haber sido una barrera biogeográfica para los linajes de mamíferos gondwánicos que se vieron acotados y aislados en Patagonia, una vez extintos en localidades ubicadas en otras latitudes de América del Sur. Sin embargo, la naturaleza de esta barrera se corresponde más con el de una fuerza inhibidora, y selectivamente restrictiva, que a una que bloquee la totalidad de los posibles eventos dispersivos, ya que los inmigrantes Theria provenientes de Laurasia arribaron a América del Sur, diversificándose y dispersándose por todo el continente, y en el caso particular de los metaterios también en Australia.

Otro punto importante a tener en cuenta es el grado de desarrollo morfológico que presentan los mamíferos Paleocenos no-terios del Peligrense respecto a las

formas del Cretácico Tardío. *Peligrotherium tropicalis* difiere de *Mesungulatum houssayi* Bonaparte y Soria 1985 no solo en su mayor tamaño sino en la estructura más lofodonte de sus molariformes y la hipertrofia de ciertas piezas dentales (Gelfo y Pascual, 2001). Por otra parte, el Gondwanatheria *Sudamerica ameghinoi* Scillato-Yané y Pascual, 1985, muestra caracteres derivados tales como incisivos gliriformes y un temprano desarrollo de dientes yugales hipsodontes con un fino cemento (Pascual, *et al.*, 1999). Este importante evento cladogenético habría tenido sus causas en la amplitud de nichos ecológicos vacantes como consecuencia de la extinción del Cretácico – Terciario y, seguidamente, aunque tal vez no sincrónicamente, el paulatino incremento de la competencia debida al arribo de los mamíferos inmigrantes, en particular los Theria laurásicos. Mientras en Patagonia y en la Antártida se producían estos eventos, aparentemente en otras localidades vinculadas con lo que fuera Gondwana, los mamíferos no-terios se extinguieron, dejando libre un paisaje ecológico que fue rápidamente aprovechado por los mamíferos terios, quienes en poco tiempo radiaron y se diversificaron por toda América del Sur. Esta radiación no parece ser explicable únicamente por el elemento paleontológicamente más conspicuo de estas formas como ser la tribosfenia. El diente tribosfénico como adaptación innovadora, es un elemento precoz en Gondwana, registrado a partir del Jurásico con los Australosphenida tales como *Asfaltosmylus patagonicus* Rauhut *et al.*, 2002 de Cañadón Asfalto en la Provincia de Chubut, Argentina (Rauhut *et al.*, 2002) y los taxones innominados de la misma localidad (Forsiepi *et al.*, 2004). Sin embargo, los Australosphenida no parecen haber prosperado en Gondwana, y no es hasta el ingreso de los grupos vinculados con los Boreosphenida laurásicos que este elemento se vuelve dominante en América del Sur. Sobre la base de esta doble aparición de la tribosfenia en Sudamérica, es posible especular que la aparente falta de éxito de los Australosphenida en contraste con los Boreosphenida, es consecuencia de elementos no necesariamente vinculados con la dentición sino con la reproducción, pudiendo los placentarios y marsupiales presentar una ventaja considerable en relación con los mamíferos ovíparos. En síntesis, la hipótesis de una distribución relictual brinda una explicación para la presencia y ausencia de Dryolestida y Gondwanatheria durante el Paleoceno; no necesita invocar una mayor antigüedad para la fauna de Peligrense, y

como se explica a continuación es consistente con el registro de los Theria, en particular con el de los Eutheria.

En contraste con los mamíferos no-terios, la fauna de terios del Peligrense y el Tiupampense parece constituir evidencia positiva para la estimación de las edades relativas de ambas localidades. Hasta el momento, la hipótesis más parsimoniosa sobre el origen de los Eutherias y Metatherias sudamericanos, postula su arribo como inmigrantes laurásicos pertenecientes a los grupos Boreosphenida.

Dejando de lado el registro más temprano de un marsupial para el Paleoceno representado por un único molariforme inferior (Goin *et al.*, 2005), el registro de mamíferos paleógenos más antiguos de Patagonia proviene del Paleoceno de Punta Peligro, y constituye, además, uno de los más tempranos de euterios y metaterios de América del Sur. Los grupos registrados en el Banco Negro Inferior, comparados con las faunas del Paleoceno Temprano de América del Norte, muestran un importante grado de endemismo, siendo formas autóctonas de América del Sur y derivadas en sus caracteres dentales, respecto de lo que cabría esperar para los primeros inmigrantes laurásicos. De hecho, los euterios peligrenses están representados por familias exclusivamente sudamericanas: Notonychopidae y Didolodontidae. Al igual que lo inferido a partir de los Metatheria (Goin, comunicación personal) los Eutheria presentan caracteres derivados respecto de los presentes en taxones de la NALMA Puerquense (Paleoceno Temprano de América del Norte), o de aquellos “condilartros” Mioclaenidae encontrados en el Paleoceno de Tiupampa. Considérese por ejemplo, que la presencia de hipocono en los molares superiores de los Didolodontidae peligrenses, *Raulvaccia* y *Escribania* representa un elemento claramente derivado en relación a la ausencia de dicha cúspide en todos los Kollpaniinae (Mioclaenidae sudamericanos) tiupampenses, e incluso en otro taxón más moderno del Eoceno de Paso de Indios, en la Provincia de Chubut, *Pascualodus patagoniensis* (Gelfo, 2004a). En contraste, la fauna de mamíferos de la localidad boliviana de Tiupampa, representada únicamente por mamíferos terios, se encuentra constituida por los grupos morfológicamente más primitivos de euterios y metaterios de América del Sur y, a diferencia de los taxones peligrenses, guardan una estrecha vinculación con aquellos del Paleoceno Temprano de América del Norte. En Tiupampa se registran

marsupiales tales como *Peradectes*, también presente en el Paleógeno de América del Norte y Europa (Crochet, 1980), y eutherios de gran similitud respecto a los del Paleoceno Temprano de América del Norte (Van Valen, 1988; Muizon y Cifelli, 2000). Estos últimos representados por un Pantodonta, *Alcidedorbignya inopinata* Muizon y Marshall, 1987, (Muizon y Marshall, 1992) y “condilartros” representados por los géneros *Molinodus*, *Tiucloaenus*, *Pucanodus*, *Andinodus* y *Simoclaenus*. Estos taxones fueron referidos a los Mioclaenidae Kollpaniinae estructuralmente próximos a las formas de la NALMA Puerquense de América del Norte (ver Muizon y Cifelli, 2000, y literatura allí citada) y presentan caracteres plesiomórficos respecto a los Didolodontidae peligrenses. En la figura 1 de Pascual y Gelfo (2004) la edad mamífero Tiupampense fue involuntariamente correlacionada con el Torrejoniano, contradiciendo lo mencionado posteriormente en la página 399 del mismo trabajo: “...the Kollpaniinae...are structurally close to those of the North American Puercan...”

Por lo tanto, dejando de lado el registro dudoso de un marsupial de la localidad de Paso Córdoba en Río Negro (Goin *et al.*, 1985) y el supuesto Eutheria indeterminado reportado para el Cretácico Tardío de la Formación Adamantina de Brasil (Bertini *et al.*, 1993), el registro de mamíferos de Tiupampa muestra lo que parecen ser los más primitivos terios de América del Sur. Debido a que los Theria de Tiupampa están representados por familias y géneros del Hemisferio Norte, la inclusión de las faunas del Cretácico Tardío y del Paleoceno Temprano de América del Norte en un análisis multivariado debería modificar drásticamente las relaciones de similitud, y las edades inferidas para el Tiupampense y el Peligrense.

Por lo hasta aquí explicado, la inferencia de una mayor antigüedad para la SALMA Peligrense respecto al Tiupampense adhiere a los siguientes supuestos: (1) la gran diversidad de Theria de Tiupampa, que estructuralmente se corresponden con los más primitivos de América del Sur, corresponderían a taxones anacrónicos, en particular si se considera que las faunas actuales de bajas latitudes de climas tropicales presentan una alta diversidad y presiones selectivas distintas de las faunas de altas latitudes, más templadas. (2) Los más avanzados Theria del Paleógeno de América del Sur –aún aquellos presentes en la supuestamente más antigua (*sensu*

Marshall *et al.*, 1997) “Edad Mamífero” Peligrense- no se encontraron presentes en las bajas latitudes, tales como la localidad boliviana de Tiupampa.

Respecto a estas explicaciones latitudinales para abordar cuestiones vinculadas con la diversidad y el grado evolutivo de las faunas, y en particular como explicación de la presencia de taxones con caracteres primitivos en bajas latitudes, es importante realizar algunas consideraciones. Si en efecto ambas localidades fueran prácticamente contemporáneas, actualmente se podrían explicar las diferencias faunísticas debido a la ubicación geográfica de las mismas. Actualmente existe un gradiente de diversidad, donde el número promedio de especies por unidad de área se incrementa con la proximidad del área estudiada al Ecuador (Pianka, 1994). Para explicar la variación latitudinal actual de las especies en ambos hemisferios una amplia variedad de hipótesis han sido propuestas. Las explicaciones más aceptadas se relacionan con los biomas de dichas áreas, la heterogeneidad topográfica, los niveles de precipitación, y diversas medidas de disponibilidad de energía en ambientes locales, tales como la temperatura media y máxima, las redes de producción primaria, la evapotranspiración actual y potencial, y la radiación solar recibida por unidad de área (Ruggiero y Kitzberger, 2004 y literatura allí citada). En este contexto, parece complicado distinguir entre los componentes ecológicos e históricos vinculados con la variación de la riqueza específica a escala continental, sobre todo a partir de datos paleontológicos sesgados por la propia naturaleza del registro fósil.

Sin embargo, más allá de la baja latitud de la localidad boliviana de Tiupampa (18°S) respecto de Punta Peligro (45°S), la alta diversidad específica de la primera no puede obviar algunos hechos tafonómicos y paleoclimáticos que brindan una explicación más simple para las diferencias de diversidad y grado evolutivo de las SALMAs en cuestión.

Los restos de mamíferos provenientes de Punta Peligro son aislados y fragmentarios. Bonaparte *et al.* (1993) argumentaron que los mamíferos peligrenses no parecen encontrarse *in situ*, en contraste con los restos más completos de los Chelidae y los Crocodylia. El Miembro Hansen ha sido interpretado como un depósito transicional con influencia marina (Andreis *et al.*, 1975), y la sección tobacea del BNI presenta una mayor influencia continental, debido a la presencia de mamíferos y

anfibios (Bonaparte *et al.*, 1993). En contraste, en Tiupampa, la Formación Santa Lucía fue depositada en canales de ríos meandrosos en una planicie aluvial llana. La presencia de esqueletos prácticamente completos y huesos articulados sugieren un escaso o nulo transporte postmortem (Marshall *et al.*, 1995).

Por otra parte, la presencia de cocodrilos y tortugas en la Formación Salamanca, atestiguan un clima cálido, probablemente subtropical, que no parece ser muy distinto del inferido para la SALMA Tiupampense. Esta similitud climática anticipa el evento climático en la transición Paleoceno – Eoceno, para cuando se ha reconocido uno de los más importantes calentamientos globales (Gandolfo *et al.*, 1998; Jaramillo, 2002). En efecto, faunas contemporáneas del Paleógeno de latitudes distantes, como las conocidas para la SALMA Itaboraiense, en São José de Itaboraí, en Río de Janeiro, Brasil, y Las Flores, en la provincia de Chubut en la Patagonia Argentina (figura 3.a.I y 3.a.II.), a pesar de las marcadas diferencias tafonómicas de ambos yacimientos, presentan una clara similitud en diversidad, número de especies, y grado evolutivo, compartiendo no solo taxones a nivel familiar sino genérico (Bond *et al.*, 1995.)

A modo de síntesis, puede argumentarse que las similitudes paleoclimáticas y las particularidades tafonómicas parecen explicar de un modo más simple y con menor número de hipótesis *ad-hoc* las diferencias existentes entre las SALMAs Peligrense y Tiupampense, en contra de la extrapolación actualista de un gradiente de diversidad. Los relictos registrados en la fauna Peligrense presentan, como se explicó anteriormente, caracteres avanzados y derivados respecto a las formas del Cretácico, y fueron descubiertos asociados con terios pertenecientes a las mismas familias que luego se encuentran en el resto de las faunas del Paleógeno de América del Sur. De este modo, si los Eutheria de Tiupampa fueran taxones relictuales más modernos (*sic*), debieron haberse encontrado extremadamente aislados, en razón de la falta de registro de algún Litopterna² o Didolodontidae. En tal sentido, el único dato referible a algún grupo de “ungulados” endémicos³ de América del Sur lo aporta un único material

² Los Notonychopidae fueron considerados como Litopterna por Bonaparte y Morales (1997) y no como Notopterna (Soria, 1989a,b)

³ Sobre la vinculación de los Arctostylopidae del Terciario temprano de América del Norte y Asia con los Notoungulata ver Cifelli *et al.* (1989) y literatura allí citada.

(MNHN 123), correspondiente a un M1? izquierdo referido a un Notoungulata Henricosborniidae u Oldfieldthomasiidae (Muizon *et al.*, 1984), aunque debido a que ningún Notoungulata ha sido aún encontrado en el Peligrense no parece plantear una contradicción sino la más temprana diferenciación de estas formas.

Por lo tanto las inferencias realizadas a partir del análisis faunístico cualitativo parecen contradecir las provenientes del paleomagnetismo para inferir la antigüedad del BNI. Desafortunadamente, no existen por el momento, dataciones isotópicas para ambas localidades que puedan constituirse en un argumento independiente para dirimir esta discusión y, por tal motivo, no se ha logrado un consenso en cuanto a la antigüedad relativa, y menos la absoluta, de las SALMAs Peligrense y Tiupampense (Muizon y Brito, 1993; Bonaparte *et al.*, 1993; Bonaparte y Morales, 1997; Marshall *et al.*, 1997; Muizon, 1998; Ortiz-Jaureguizar *et al.*, 1999; Muizon y Cifelli, 2000). En este trabajo, y por las razones expuestas, se considera a la SALMA Tiupampense más antigua que la Peligrense.

3.c. Localidades con faunas itaboraienses y riochiquenses

Los sedimentos post-salamanquenses del Grupo Río Chico, en el área de Cañadon Hondo, son portadores de restos de vertebrados que sirvieron de base para reconocer la "Edad Mamífero" Riochiquense (Simpson, 1935a). El Grupo Río Chico (Paleoceno Tardío-?Eoceno Temprano) alcanza un amplio desarrollo en la zona de la Cuenca del Golfo San Jorge. La presencia de restos de mamíferos fue reportada por Feruglio (1931) y Piatnizky (1931), y diversos restos descritos por Simpson (1935a, b, 1948, 1967b), para varias localidades de Patagonia central. En base a la riqueza de mamíferos fósiles, Simpson (1935a) definió "zonas faunísticas", representativas de un episodio distintivo en la evolución de los mamíferos de América del Sur. A partir de las diferencias faunísticas existentes reconoció tres biozonas denominadas como "Zona de Carodnia", "Zona de Kibenikhoria" y "Zona de Ernestokokenia". Aplicando los principios de la estratigrafía secuencial en estas unidades de la cuenca del Golfo San Jorge, Legarreta y Uliana (1994) destacaron que cada una de estas "zonas faunísticas" quedó registrada en paquetes de sedimentos separados entre sí por

discontinuidades. El seguimiento de éstas, así como la aplicación de los principios de la estratigrafía secuencial, condujeron a un nuevo esquema litoestratigráfico (Legarreta y Uliana, 1994) donde la antigua "Formación" Río Chico fue considerada como Grupo Río Chico, incluyendo tres unidades formacionales: Peñas Coloradas, Las Flores y Koluel Kaike, la última en el tope de la unidad. Estas formaciones incluyen, respectivamente las mencionadas biozonas de *Carodnia*, *Kibenikhoria* y *Ernestokokenia*. De este modo, es posible disolver la confusa terminología previa, que bajo el nombre de "Río Chico" frecuentemente caracterizaba de manera indistinta unidades de roca, tiempo y/o fauna. En este contexto, algunas consideraciones son necesarias respecto al reconocimiento de las "Edades Mamífero", las zonas de Simpson y las unidades litoestratigráficas portadoras del material aquí estudiado.

La denominada "Zona de *Carodnia*" es probablemente definida por la posición estratigráfica, ya que, la más antigua de las biozonas establecidas por Simpson es pobremente conocida en fósiles de vertebrados y por lo tanto las relaciones faunísticas son difíciles de establecer. A diferencia de la localidad de São José de Itaboraí, en Brasil, hasta el presente no se conocía en Patagonia ningún taxón descubierto en asociación directa con *Carodnia*. El primer resto descubierto en asociación directa corresponde a un novedoso taxón de peculiares afinidades con *Etayoa bacatensis* Villarroel, 1987, de la Formación Bogotá en Colombia (Villarroel, 1987), y que se encuentra actualmente en estudio (Gelfo *et al.*, 2004). *Wainka tshotshe* ha sido registrado para la Formación Peñas Coloradas y podría tener su equivalente en la fauna de la localidad de Itaboraí con el género *Paranisolambda*, pero sus relaciones son aún inciertas.

La "Edad Mamífero" Itaboraiense constituye una unidad biocronológica sudamericana para el Paleoceno Tardío o Eoceno temprano (Goin *et al.*, en preparación) cuya asociación faunística tipo procede de las fisuras de relleno en las limolitas lacustres de la Formación Itaboraí, en la localidad de São Jose de Itaboraí, en Brasil (Paula Couto, 1952a, b; Marshall, 1985; Marshall y Sempere, 1991). Esta fauna constituye una de las asociaciones más ricas hasta ahora conocidas de mamíferos paleógenos sudamericanos, y su análisis resulta clave para la comprensión de las radiaciones tempranas de marsupiales, edentados y ungulados nativos (Bergqvist,

1996; Bergqvist *et al.*, 2004). Las primeras descripciones, así como perfiles geológicos y mapas topográficos de la zona de Itaboraí, corresponden a Leinz (1934) y a Ruellan (1944), respectivamente. Freitas (1951a, b) relacionó el origen de la fosa de Itaboraí como vinculado con la falla São José, de gran actividad e importancia durante el Mesozoico. Debido a que la falla se originó con anterioridad a la formación de la bahía, y en consecuencia de los eventos diastróficos, surgieron fuentes ascendentes cargadas de bicarbonato de calcio producto de la disolución de mármoles metamórficos profundos. La denominación de Formación Itaboraí corresponde a Oliveira (1956). Las primeras dataciones relativas de Itaboraí fueron realizadas sobre la base de gasterópodos y vegetales. Sin embargo, el posterior descubrimiento de mamíferos, muy similares a los descubiertos en la Patagonia Argentina, permitió realizar comparaciones más precisas en cuanto a la biocronología. De lo que se infirió a partir del registro de gasterópodos, la edad fue más que fluctuante, habiéndose considerado desde una antigüedad terciaria o tal vez Mesozoica (Maury, 1929), miocénica (Maury, 1935), e incluso pliocénica (Oliveira, 1933; Mezzalana, 1946). Las colecciones de los primeros mamíferos equivalentes a aquellos de las “capas con *Notostylops*” de Patagonia, modificó y precisó las dataciones relativas, llevando la edad al Eoceno temprano. Paula Couto (1952b) utilizó el término Itaboraiense⁴ para ubicar cronológicamente a los mamíferos colectados en las fisuras de relleno, y la relacionó con la “Edad Mamífero” Riochiquense (Paula Couto, 1953; 1978), que se utilizó en referencia a estas faunas hasta que Marshall (1985) propuso la subdivisión del término Riochiquense, reutilizando el término Itaboraiense, para las faunas que aparentaban ser de mediados del Paleoceno. Soria (1989a, b) criticó esta propuesta considerando que el contenido faunístico de las fisuras de relleno podría no ser sincrónico debido a tres puntos básicos: la presencia de taxones con afinidades con aquellos de la SALMA Casamayorensis; la presencia de una geología regional kárstica con una secuencia estratigráfica inadecuada; y el hecho de que las distancias geográficas con las localidades clásicamente riochiquenses de Patagonia, implícitamente conllevan el riesgo de que las diferencias paleobiogeográficas sean confundidas con las de índole cronológico. Respecto de estas observaciones, la

⁴ En inglés en el original: “Itaboraian” (Paula Couto, 1952b)

mezcla de faunas de distintas fisuras de relleno adyacentes fue desestimada (Klein, comunicación personal en Bergqvist, 1996) con lo que el contenido de cada una de éstas fue considerado sincrónico, aunque admitiendo la posibilidad de que las fisuras correspondan a una sucesión faunística (Bergqvist, 1996).

Marshall (1985) incluyó en la SALMA Itaboraiense a la fauna local de Itaboraí, y a las patagónicas del sector inferior de Bajo Palangana y Cerro Redondo, la fauna local de Punta Peligro (Banco Negro Inferior), y la de la localidad de Las Flores, que incluyó en la Formación Río Chico. Diversos autores (Pascual y Bond, 1981; Pascual y Ortiz-Jaureguizar, 1991; Bond *et al.*, 1995) analizaron en detalle estas conclusiones determinando que solo la Formación Las Flores era correlacionable con la SALMA Itaboraiense. A fines de la década de 1970 una expedición conjunta de paleontólogos del American Museum of Natural History de Nueva York y de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata encontró restos de vertebrados paleocenos en sedimentos del denominado "Yacimiento Las Flores", un área bajo explotación petrolera ubicada a 40 kilómetros al este de la ciudad de Sarmiento, en la Provincia del Chubut (Patagonia Central, Argentina). Sucesivas campañas a la misma localidad realizadas en la primera mitad de la década de 1980 permitieron, mediante técnicas de tamizado de los sedimentos aflorantes, la exhumación del más rico yacimiento de mamíferos paleocenos patagónicos hasta ahora conocido. Inicialmente se pensó que estos niveles correspondían al denominado "Banco Negro Inferior", y por lo tanto caracterizaban al techo de la Formación Salamanca. Un análisis posterior, sin embargo, sugirió la contemporaneidad de los mamíferos de Las Flores por un lado con aquellos considerados por Simpson (1935a) como "Zona de *Kibenikhoria*", y por otro con la Formación Itaboraí (Bond *et al.*, 1995). De este modo, los niveles fosilíferos y los especímenes fósiles de la Formación Las Flores constituirían los únicos atribuibles a la SALMA Itaboraiense.

En esta concepción actual, la "Edad Mamífero" Riochiquense quedaría representada exclusivamente por la "Zona de *Ernestokokenia*" de Simpson (1935a) correspondiente a la Formación Koluel Kaike de Legarreta y Uliana (1994). No obstante existen importantes afinidades entre los taxones registrados en la zona de *Ernestokokenia* y los niveles basales de la suprayacente Tobas Sarmiento, que

correspondería a la subedad Vaquense de la Edad Casamayorensis (Cifelli, 1985). La “Edad Mamífero” Riochiquense fue referida por numerosos autores al Paleoceno Tardío (Pascual *et al.*, 1965, 1966; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1992; Legarreta y Uliana, 1994; entre otros). Sin embargo, en algunos trabajos (e.g.: Simpson 1948; Marshall *et al.*, 1981; Marshall *et al.*, 1983) se propuso que esta SALMA también podía abarcar parte del Paleoceno medio, ya que estos autores también consideraban a las dos zonas basales antes mencionadas como parte del Riochiquense. Pascual y Ortiz Jaureguizar (1992) asignaron la SALMA Riochiquense al intervalo comprendido entre los 58.5 y 55 Ma. Pero si en efecto la Formación Las Flores y la Formación Itaboraí contienen una fauna sincrónica y más modernas (límite Paleoceno – Eoceno *sensu* Goin *et al.*, en preparación), la SALMA Riochiquense no podría tener una antigüedad mayor que el Eoceno temprano. Una exposición detallada de las diferentes localidades reconocidas para la Formación Riochiquense y la SALMA Riochiquense puede verse en Simpson (1935a, 1948, 1967b) Marshall *et al.* (1983, 1997), y Bond *et al.*, (1995). De éstas, aquellas localidades que han aportado particularmente restos de didolodóntidos corresponden a Cañadón Hondo y Bajo de la Palangana.

La localidad tucumana ubicada en la confluencia del arroyo Aguas Chiquitas y el río Loro, fue considerada como Riochiquense, sobre la base del grado evolutivo de los taxones colectados la antigüedad de estos afloramientos fue considerada como Paleoceno medio o incluso Paleoceno temprano (Powell y Palma, 1981; Soria y Powell, 1982) lo cual, de ser correcto, podría vincularse con el Peligrense más que con el Riochiquense, tal como originalmente se planteó. Si bien en esta localidad no se han colectado didolodóntidos, es interesante destacar la presencia del Notoungulata *Satshatemnus bonapartei* Soria, 1989. Si la ausencia de notoungulados en el elenco faunístico de Punta Peligro no se debe a un problema tafonómico, *Satshatemnus*, conjuntamente con el más temprano registro de un Notoungulata indeterminado de la localidad de Tiupampa, podría avalar la hipótesis de una diferenciación más temprana de este grupo respecto de los Litopterna y en un marco geográfico distinto del patagónico, restringido a las bajas latitudes de América del Sur.

En las proximidades de la localidad de Paso del Sapo, sobre el valle del Río Chubut existen al menos dos localidades, La Barda y Laguna Fría, que han permitido

coleccionar una importante fauna de mamíferos paleógenos, incluyendo marsupiales (Goin *et al.*, 2001) y diversos grupos de placentarios (Bond *et al.*, 2002; Gelfo y Tejedor, 2004), los cuales se encuentran actualmente en estudio. La estratigrafía y geología del curso medio del Río Chubut comprende una variedad volcániclaística que incluye intrusivos, piroclásticos y rocas efusivas de edad Paleoceno-Eoceno (Aragón y Mazzoni, 1997). Estos depósitos fueron originalmente agrupados en las formaciones la Huitrera y El Mirador (Volkheimer y Lage, 1981; Lage, 1982) y luego divididos en doce unidades formales que comprenden todo el complejo, entre las cuales se destacan las formaciones: Ignimbrita Barda Colorada, Tufolitas Laguna del Hunco y Andesitas Huancache (Aragón y Mazzoni, 1997). Los niveles de tufolitas fosilíferas de Laguna Fría se encuentran acotados ya que apoyan mediante discordancia erosiva sobre la Ignimbrita Barda Colorada cuya edad absoluta sería de 58.6 Ma y subyacen a los niveles de las Andesitas Huancache, con una antigüedad de 43,1 Ma (Aragón y Mazzoni, 1997). Los ungulados de Laguna Fría fueron vinculados con elementos de la SALMA Casamayorensis subedad Vaquense (Bond *et al.*, 2002) aunque los marsupiales parecen indicar una correspondencia con la fauna de la Formación La Meseta en la isla Seymour en la Antártida (Goin *et al.*, 2001) del Eoceno Medio y cuya fauna presenta elementos de la SALMA Riochiquense así como de la subedad Vaquense (Reguero, *et al.*, 2002). Muy probablemente el conjunto faunístico de ambas localidades actualmente en estudio (Tejedor *et al.*, en preparación) represente una nueva unidad biocronológica post Riochiquense y pre Barranquense.

3.d. Localidades con faunas casamayorenses (Vaquense y Barranquense)

El Casamayorensis corresponde a lo que fuera originalmente descrito por Ameghino como “fauna de *Notostylops*” (Ameghino, 1899) la cual dividió posteriormente en “*Notostylopense superior*” y “*Notostylopense inferior*” (Ameghino, 1902d), y agregó finalmente un “*Notostylopense basal*” (Ameghino, 1903). Si bien luego abandonó estas divisiones, destacó que más de una fauna podría estar incluida en la denominada “fauna de *Notostylops*” (Ameghino, 1906). Estas divisiones fueron puestas de manifiesto por diversos autores (Simpson, 1948, 1967a; Pascual, 1965) y finalmente planteadas formalmente por Cifelli (1985), quien consideró dos subedades

para el Casamayorenses, la más antigua el Vaquense, sobre la base de las faunas de Cañadón Vaca, y la subedad Barranquense, fundamentada en la fauna de la Gran Barranca.

Existe un gran número de localidades patagónicas atribuibles al Casamayorenses. Según la interpretación de Simpson (1967b) y Cifelli (1985) la localidad de procedencia de los especímenes que fundamentaron la fauna de *Notostylops* fueron colectados por Carlos Ameghino durante su viaje de 1895-1896 a la Gran Barranca, al Sur del Lago Colhue Huapi, Provincia de Chubut. Allí habría realizado una colección atribuible actualmente al Casamayorenses, que interpretó como perteneciente a las capas con *Pyrotherium* (actualmente Deseadense). Estos materiales fueron descritos por su hermano en la segunda contribución de las “couches à *Pyrotherium*” (Ameghino, 1897). Posteriormente, Carlos Ameghino, en su viaje de 1898-1899 observó que dicha fauna era más antigua que la de *Pyrotherium* sugiriéndole a Florentino el nombre de “fauna de *Notostylops*” (Ameghino, 1913-1936, vol. 21, p. 105). Sin embargo, según Soria (2001) no existe prueba fidedigna de la presencia de Carlos Ameghino en la Gran Barranca durante 1895, o por lo menos que haya realizado colecciones allí hasta la primera parte de su décimo viaje en 1899. En tal sentido argumenta que los primeros restos casamayorenses descubiertos por Carlos Ameghino provienen en realidad de los afloramientos descubiertos por éste en la costa Sur del Golfo San Jorge, entre Bahía Sanguinetti y Punta Casamayor, en su expedición del verano 1894-1895 (Soria, 2001). Los hermanos Ameghino y Tournouër estuvieron luego juntos en dicha costa en febrero de 1903 (Ameghino, 1906: 87-88, nota al pie de página) la cual corresponde a la zona donde se relevaron los perfiles de los niveles “notostilopenes” y “piroterienses” para Punta Casamayor y Punta Nava y Mazaredo respectivamente (Ameghino, 1906). Existe una colección referible al Casamayorenses realizada por Tournouër en las cercanías de Punta Casamayor en la localidad denominada posteriormente Cañadón Lobo o Tournouër, Provincia de Santa Cruz, sobre cuya base Gaudry planteó el nombre “Casamayor” y fuera considerada por Simpson como la localidad tipo del Piso/Edad Casamayorenses . Sin embargo, solo un resto de didolodóntido casamayorenses (*Didolodus multicuspis* CNHM P13499) proviene certeramente del Cañadón Lobo. Ninguno de los didolodóntidos descritos

por Gaudry (1904) y Simpson (1967b) provienen de esta localidad, sino de “Cerro Negro”, y corresponden a una colección más importante realizada por Tournouër en las capas con *Notostylops* de la Gran Barranca (Tournouër, 1903).

La localidad denominada Gran Barranca, al sur del Lago Colhue Huapi, constituye una de las más importantes localidades fosilíferas de Patagonia. Los amplios paquetes de sedimentos de las denominadas “Tobas Sarmiento” (Feruglio, 1938) allí aflorantes, fueron considerados como Formación Sarmiento y subdivididos de base a techo en los miembros Gran Barranca, Puesto Almendra y Colhué Huapi (Spalletti y Mazzoni, 1979). El miembro más antiguo, Gran Barranca, de donde provienen gran cantidad de los didolodóntidos aquí estudiados, es portador de la fauna sobre la cual se encuentra fundamentada la subedad Barranquense, la más moderna de la SALMA Casamayoreense. Además de la Gran Barranca, otros restos aquí estudiados atribuibles al Barranquense provienen de las localidades Colhue Huapi Norte, Bahía Solano, de Cerro Conhue, Aguada de Batistín, Cerro Guacho, Pampa de María Santísima, y Cerro Solo en las proximidades de Cabeza Blanca. La localidad “mina de yeso”, que figura en los materiales con repositorios MLP y fueron colectados por Pisano, provienen de los niveles de la Gran Barranca (Pascual, comunicación personal). En la localidad Cañadón Vaca suprayacen a los sedimentos de la Formación Koluel Kaike del Grupo Río Chico, o Formación Río Chico, sensu Cifelli, (1985), importantes paquetes de las “Tobas Sarmiento”, cuya fauna ha servido de base para la subedad Vaquense de la SALMA Casamayoreense (Cifelli, 1985). Esta localidad, reconocida por Simpson en 1930, se ubica al Oeste del Río Chico. Sin embargo, no se corresponde exactamente con los especímenes coleccionados por Carlos Ameghino en lo que denominó “Oeste de Río Chico” (Simpson, 1967b), localidad cuya ubicación exacta no se conoce. Cifelli (1985) planteó que la fauna colectada en ésta localidad por Carlos Ameghino podría corresponder tanto a la subedad Vaquense o Barranquense, y que el conjunto parece una mezcla colectada de distintos horizontes, o incluso una fauna de edad intermedia entre las subedades Vaquense y Barranquense.

La geocronología de la Formación Sarmiento presenta, hasta el momento, escasas dataciones isotópicas (Marshall *et al.*, 1986). Kay *et al.* (1999) revisaron la geocronología de la Formación Sarmiento y consideraron a partir de dataciones Ar/Ar, al Barranquense como Eoceno Tardío (34,5 a 36,5 Ma). Posteriormente a partir de correlaciones paleomagnéticas, se acotó la edad de la Fm Sarmiento al intervalo comprendido entre los 18 y los 43 Ma aproximadamente, así como las edades de los distintos miembros que la constituyen quedaron comprendidas entre los 18 y los 21,5 Ma de años en el caso del Miembro Colhué Huapi; entre los 23 y los 38 Ma. En el caso del Miembro Puesto Almendra; y entre los 39 y los 43 Ma para el Miembro Gran Barranca (Re *et al.*, 2005) cuya fauna se vincula con la subedad Barranquense de la SALMA Casamayorensis. También sobre la base de dataciones y paleomagnetismo Madden *et al.*, (2005) determinaron que el límite superior del biocron Barranquense en la localidad de la Gran Barranca indica una antigüedad de 38,5 Ma. El límite inferior es más difícil de establecer, existiendo datos de 41.521 Ma hasta 43.789 Ma. En el presente trabajo se ha considerado provisoriamente la base del Barranquense en 43 Ma, tal como se indica en Figura 3.a.III.

En las colecciones del MACN se han reconocido diversos didolodóntidos cuya procedencia geográfica y estratigráfica es incierta. No existen demasiados datos de esta colección, a excepción de que fuera realizada por A.F. Bordas durante sus años de labor en la mencionada institución, y que provendrían, según consta en las etiquetas de colección, de “30 Km al SW de San Rafael”, en la Provincia de Mendoza. Los escasos datos de estas colecciones provienen del diario de viaje de George G. Simpson y Anne Roe Simpson (1954) a Brasil y Argentina. Aparentemente, Simpson revisó esta colección en Buenos Aires y tenía la intención de describir la fauna en colaboración con la Dra. Cattoi; si bien esta publicación nunca se concretó.

De los mencionados restos, Simpson no solo reconoce la similitud de esta fauna con las patagónicas, sino que las relaciona directamente con aquellas del Piso Casamayorensis (*sensu* Simpson) del centro de Chubut. Sobre los taxones que observó indica “... *probably no new genera - if any, they are close to known ones. Several or even most of the spp. may be new, but in no case do they seem probably very distinctive. Could be geographic races of Patagonian groups. This is a*

completely characteristic Casamayoran assemblage, with no suggestion of more than slight geographic distinction from Patagonian faunules. Even facies must be closely similar. No suggestion of mixture. Hangs together well as a single Casamayoran faunule...Identified to genus a fairly large and varied Casamayoran collection from a completely new region for that fauna. Its main interest is that the genera and the facies are thoroughly Patagonian...Some, perhaps most or all, of the species or subspecies are new - expected geographic differentiation. As there are no striking novelties and no morphologically more complete specimens of known groups, that is as far as study is essential for my purposes."

Simpson guarda ciertas dudas respecto a la procedencia de esta colección debido a las referencias que toma de un trabajo inédito de Groeber en donde describe una secuencia a lo largo de una transecta entre el Cerro Aconcagua en Mendoza y la frontera con Chile. Groeber, refiriéndose a A.F. Bordas, quien realizó la mencionada colección, dice: "...había hallado restos de la fauna de Notostylops en las capas de las Cuevas y además en el cerro San Ramón situado al oeste de Santiago donde, según comunicación epistolar de Muñoz Cristi, se hallan, además, restos de dicotiledoneas." Sin embargo, ninguna otra colección realizada por Bordas o por ningún otro, referible a la "fauna de Notostylops" (Casamayorensis), ha sido registrada para la Provincia de Mendoza, por lo cual los restos mencionados por Groeber corresponden en efecto a la mencionada colección del MACN que permanece inédita. Ahora bien, de esto se desprende que, o bien la procedencia de los materiales que figura en las etiquetas es incorrecta, o bien Groeber está en realidad correlacionando las capas de las Cuevas con alguna localidad no identificada a 30 Km al SW de San Rafael. Las mencionadas "capas de las Cuevas" afloran en la base del Cerro Dedos, al SW del valle de los Horcones, a 3900 metros de altitud, y nuevamente en la base de las montañas a ambos lados del valle de Bodegas a 3700 metros de altitud al este de la frontera con Chile. Estas localidades fueron visitadas por Simpson durante el mencionado viaje, pero desafortunadamente no encontró nuevos restos que permitieran referenciar la colección. En este trabajo se han incorporado los restos referibles a didolodóntidos provenientes de la mencionada colección, si bien su procedencia geográfica exacta no ha podido por el momento ser confirmada.

3.e. Localidades con faunas mustersenses

El Mustersense corresponde a lo denominado por Ameghino como “capas con *Astraponotus*” por debajo de las capas con *Pyrotherium* (Deseadense) (Ameghino, 1906). Estratigráficamente corresponde a la porción inferior del Miembro Puesto Almendra de la Formación Sarmiento, que suprayace al Miembro Gran Barranca en la Barranca Sur del Lago Colhue Huapi (Gran Barranca). Las capas portadoras de fauna Mustersense han sido descriptas como depósitos de extensión areal localizada que rellenan canales incididos en la sucesión casamayorenses (Legarreta y Ulliana, 1994). Los contactos basales abruptos de carácter erosivo y con resedimentación del yacente fueron indicados ya por Feruglio (1949) para bancos portadores de fauna mustersense de la Gran Barranca y de Cerro Blanco.

Algunos restos asignados en este trabajo a didolodóntidos fueron colectados por Roth en la localidad que denominó “Lago Musters”, cuya procedencia exacta no se conoce. Simpson (1948, 1967b) creyó que se trataba probablemente de la localidad “El Pajarito o Cerro del Humo”, en la cual realizara una importante colección mustersense, y no de la localidad que consideraba vecina (Simpson, 1948), denominada “Colhue Huapi Norte” (= “Colhuapi norte”, *sensu* Carlos Ameghino). Bond (comunicación personal) determinó que al menos dos restos provenientes de las localidades Cerro Humo y Colhue Huapi Norte, pertenecen al mismo individuo, concluyendo que en realidad que estas denominaciones corresponden a una misma localidad.

Un resto de didolodóntido proviene de Antofagasta de La Sierra, en la Provincia de Catamarca, Argentina, de los niveles medios de la Formación Geste, del Grupo Pastos Grandes (Alonso y Fielding, 1986). Debido a su composición faunística estos bancos fueron referidos al Mustersense (López, 1997).

3.f. Localidades con faunas deseadenses

El registro de Didolodontidae es continuo, aunque nunca demasiado diverso en comparación con otros “ungulados”, entre las SALMAs Peligrense y Mustersense. Sin embargo, no se conocen registros de didolodóntidos para el Divisaderense (Simpson

et al., 1962), ni para el Tinguiririquense (Flynn *et al.*, 2003). La SALMA Divisaderense carece de dataciones absolutas y fue particularmente cuestionada como unidad biocronológica (Cerdeño *et al.*, 2005), y es factible que la fauna representada posea en realidad mayores similitudes con otras pre-mustersenses (López, comunicación personal).

Existe al menos una forma descrita para el Deseadense de las “couches” de Salla (consideradas Oligoceno Inferior), en la Provincia de Loaza, Bolivia. Este constituiría el registro más moderno de la familia Didolodontidae. Si bien en este trabajo se considera a (*Salladolodus*) como un didolodóntido, cabe destacar que determinados rasgos derivados de la morfología dental y la ausencia de registro para las SALMAs post Mustersenses en Patagonia, podrían avalar los cuestionamientos sobre su pertenencia a los didolodóntidos (MacFadden *et al.*, 1985; Cifelli y Villarroel, 1997).

4. ANÁLISIS Y DISCUSIÓN DE LOS CARACTERES SELECCIONADOS

4.a. Consideraciones generales:

En los diversos estudios de los “ungulados” nativos del Paleógeno de América del Sur, la presencia de una dentición bunodonte, fue considerada como un rasgo crucial a la hora de realizar asignaciones al orden “Condylarthra”. En efecto, una dentición con cúspides bien diferenciadas, sin indicios de lofodoncia o selenodoncia, fue considerado como indicativo *per se* de un rasgo primitivo, y ha sido esta interpretación la que ha sesgado la mayor parte de las asignaciones de nuevos taxones, relegando en contrapartida el posible carácter adaptativo de las denticiones bunodontes. Entre los “condilartros” la dentición bunodonte ha sido considerada prácticamente como sinónimo de un taxón primitivo (e.g.: McKenna, 1956; Hoffstetter y Soria, 1986). Sin embargo, en muchos casos el conocimiento de elementos postcraneales atribuido a estos taxones modificó sustancialmente esta interpretación, evidenciando que la presencia de bunodoncia no es determinante de cuán primitivo es el taxón considerado (e.g.: Cifelli, y Guerrero Diaz, 1989; Cifelli y Villarroel, 1997). Autores que han ponderado este problema, han caído también en el extremo de considerar *a priori* de cualquier análisis, los caracteres dentales como altamente homoplásicos. En tal sentido, para el presente análisis se utilizaron mayoritariamente caracteres dentales. En efecto todas las especies de didolodóntidos son “*odonto-especies*”, y no solo ninguna ha sido descripta exclusivamente por el postcráneo, sino que ninguno de los taxones aquí estudiados fue descubierto con postcráneo asociado. Como se discute en otro apartado de esta tesis¹, todos los elementos postcraneales que se han adjudicado a alguna de las especies de didolodóntidos, fueron asignados a éstas, ya sea sin fundamentación del criterio utilizado (Ameghino, 1904c, 1905), o sobre la base de abundancia relativa y ecuaciones de regresión específicas (Cifelli, 1983b; Bergqvist, 1996; Muizon *et al.* 1998). En relación a estos dos últimos criterios, cabe destacar que considerar la abundancia relativa en el registro fósil descansa en la idea lógica de que la preservación de un tipo morfológico de dientes y de

¹ Ver 2.e. Consideraciones sobre los materiales estudiados.

determinados elementos postcraneales pertenecientes a una misma especie, son directamente proporcionales. Esto significa que, de no existir evidencia tafonómica que pruebe lo contrario, cabría esperarse que la especie mejor representada por restos dentales lo sea también en elementos postcraneales. Este criterio es particularmente útil cuando existen pocas especies registradas para un yacimiento, o cuando su abundancia relativa es marcadamente desigual; sin embargo, es obvio que su aplicación resulta de escaso valor si la cantidad mínima de individuos preservados en las distintas especies son similares.

El segundo criterio consiste en considerar la correlación existente entre medidas del tarso y medidas dentales, de manera tal que es posible utilizar un parámetro actualista, o de un registro fósil más completo y fidedigno para asignar determinados tarsos a determinados dientes. Por ejemplo, el tamaño de los molares muestra una alta correlación con el tamaño corporal (Kay, 1975; Gingerich, 1977), y en particular el área del m2 con el largo astragalar (Cifelli, 1983b). Estos criterios resultan en muchos casos satisfactorios si se utilizan de modo complementario, pero son muy susceptibles a morfos con tamaños similares o cuando los valores pueden quedar incluidos dentro del error propio de la muestra, de modo que en muchos casos no son determinantes y las asignaciones pueden resultar dudosas o contradictorias (Soria, 2001). Considerando estos argumentos, gran cantidad de astrágalos de las colecciones de MLP y MACN, referidos a *Didolodus* sp. y *Paulogervaisia*, no han podido ser confirmados en sus asignaciones a estos taxones y en muchos casos incluso parecen ser asignables a otros grupos (Gelfo y Picasso, 2003a). Por este motivo, sólo se han considerado válidas las asignaciones mejor fundamentadas, pero de un modo provisorio hasta que las mismas sean corroboradas por el descubrimiento de nuevos restos en asociación directa.

Para el análisis puntual de los caracteres dentales, dada la alta variabilidad de algunos de ellos tanto a nivel serial como interespecífico, se optó en muchos casos por considerar como caracteres independientes el desarrollo de determinadas estructuras en el primer, segundo y tercer molar. En trabajos previos (Cifelli, 1983a) se ha considerado por ejemplo para el “hipocono”, su presencia o ausencia en los M1-2 e independientemente en el M3. Pero este criterio no ha sido utilizado para el

resto de los caracteres. La idea detrás de contabilizar de modo independiente cada pieza de la serie dentaria para un determinado carácter, se fundamenta en el conocimiento fragmentario de muchos taxones, registrados en el peor de los casos solo por algunos dientes aislados. De este modo, se pretende estar comparando el mismo carácter en piezas dentarias homólogas, evitando realizar inferencias sobre la comparación, por ejemplo, de un M1 con un M2 entre distintos taxones. A modo de ejemplo, si se compara el cóngulo labial en los molares de *Raulvaccia peligrensis* y el resto de los taxones, se considerará específicamente este carácter en el M1, que es el único molar superior conocido de este taxón, mientras que para el M2 y el M3 este carácter codifica como entrada faltante (?). Este planteo de los caracteres no pretende desconocer las posibles homologías seriales a nivel dental (Van Valen, 1994), sino simplemente aumentar la precisión en las comparaciones y disminuir las inferencias especulativas.

La variabilidad en la morfología dental de los más tempranos “ungulados” ha sido considerada sucintamente en la literatura especializada. Luo (1991) analizó en detalle las especies de Arctocyonidae más tempranos, incorporando a la diagnosis de los mismos un amplio rango de variabilidad e incluso caracteres dentales ausentes en los materiales tipo. Sin embargo, por el modo en el cual planteó los 18 caracteres utilizados en su análisis filogenético, el autor no necesitó considerar taxones polimórficos en el mismo. Cuzzo (2003) realizó un análisis exhaustivo de la variabilidad dental de *Hyopsodus*, así como de sus cambios temporales en el Eoceno Temprano, pero fundamentado a nivel específico. La problemática de la variabilidad intraespecífica no ha sido por lo general abordada, y mucho menos utilizada en análisis filogenéticos. Los investigadores muestran una gran subjetividad al momento de ponderar las diferencias y las similitudes entre dos morfos, y la determinación de si estos corresponden a dos especies o a una única especie polimórfica. Este problema no solo es de grado para el caso de los caracteres continuos, sino también en los discretos tales como presencia/ausencia. En una misma población de *Phoca hispida ladogensis* donde se presume un escaso o nulo flujo génico, se observó una importante variación morfológica en los molares. Los molares presentan una variación en el número de cúspides de entre dos a cinco (Jernvall, 2000). Esta diferencia

justificaría una separación a nivel de especie si se conocieran solo dos individuos distintos como especímenes fósiles. En efecto, este problema se encuentra asociado al concepto de especie en paleontología (Pascual, 1995) donde la naturaleza fragmentaria del registro fósil determina que muchas veces sea interpretado como discreto un carácter que corresponde en realidad a los extremos de variabilidad de un carácter continuo.

En los escasos análisis filogenéticos precedentes, que incluyen a algunos de los didolodóntidos, los autores han optado por el aumento del número de taxones en contra de la ponderación de la variabilidad intraespecífica. En otros casos (Simpson, 1948, 1964; Cifelli, 1983a) se consideraron como diferentes taxones, elementos dentales que correspondían en realidad a dientes de diferentes locus de una misma serie dental, o a la dentición superior e inferior de un mismo taxón. Sólo en un menor número de casos se evaluaron las diferencias discretas como variabilidad intraespecífica.

En muchos de los morfos aquí estudiados existe variabilidad que no parece ser suficiente para sustentar la distinción en dos especies distintas. En estos casos, los caracteres han sido ingresados en la matriz como polimórficos, de modo de incorporar la mayor cantidad de información posible y a fin de que la misma no quede diluida en la sinonimia.

La ocurrencia estratigráfica de los taxones es frecuentemente utilizada como un criterio para determinar la polaridad de los caracteres, considerando que el estado de carácter hallado en el fósil de mayor antigüedad corresponde al estado ancestral. Sin embargo, la presunción simplista de considerar “temprano” como sinónimo de “primitivo” ha sido ampliamente criticada (Eldredge y Cracraft, 1980; Nelson y Platnick 1981). Esta idea es probablemente válida en muchos casos, pero no existe garantía alguna de que incluso en grupos con un amplio registro fósil, el orden de ocurrencia de los fósiles sea en efecto el correcto. Por tal motivo parece más útil el reconocimiento de las homologías primarias, sin indicar la dirección del cambio evolutivo, la cual se descubrirá a través del enraizamiento del árbol (Benton, 1995), disminuyendo entonces el grado de inferencias realizadas a la elección del grupo externo.

A diferencia de los autores que consideraron en aspectos parciales la filogenia de los didolodóntidos (Cifelli, 1983a, 1993; Bergqvist, 1996, 2002; Muizon y Cifelli, 2000) se han evitado las interpretaciones apriorísticas en relación a la polaridad de los caracteres, al menos durante el análisis filogenético. En el presente todos los caracteres han sido ingresados como no-ordenados, y se ha considerado como grupo externo a *Protoungulatum donnae* y los Kollpaniinae. *Protoungulatum*, así como *Oxyprimus*, han sido considerados por diversos autores como “condilartros” (Van Valen, 1978; Archibald, 1998) lo cual fue criticado como una presunción infundada por no haber sido probada en un análisis filogenético, y desvirtuado, al igual que la utilización de la categoría Ungulata al considerar los resultados de las filogenias moleculares (Wible *et al.*, 2005). Sin embargo, las relaciones filogenéticas de *Protoungulatum* y *Oxyprimus* si fueron evaluadas en un contexto taxonómico amplio en donde se incluyeron diversos grupos de placentarios, y los Ungulata considerados fueron recuperados como un grupo natural (Salles, 1996). Si bien restringido a caracteres obtenidos de molares superiores, dicho análisis justifica la utilización de *Protoungulatum* como grupo externo, tal como se consideró en Muizon y Cifelli (2000). La validez de los Ungulata es una discusión que excede el presente análisis y por lo tanto no será aquí considerada. Por otra parte si en efecto los taxones mencionados no son parte de un grupo natural denominado Ungulata como sugieren Wible *et al.*, (2005), *Protoungulatum* aún correspondería al grupo externo más relevante para comparar con los Mioclaenidae y Didolodontidae.

En la siguiente discusión de los caracteres, se realizan comparaciones con diversos “condilartros”, tanto del Cretácico Tardío como del Paleoceno Temprano. No obstante las mismas no pretenden fundamentar el ordenamiento de los estados, sino servir de marco comparativo, para comprender la utilización o no de determinados caracteres, la posible independencia o no de estos, y la siempre subjetiva definición de sus estados.

A continuación se brinda un listado comentado de los caracteres utilizados en el análisis filogenético y su codificación. Se describen y se discuten, además, aspectos vinculados con la variabilidad intraespecífica en los didolodóntidos. Los caracteres

aparecen numerados comenzando por el “0” debido a que es el primer número considerado por la matriz en el programa TNT.

4.b. Caracteres considerados para los premolares superiores.

El estudio del primer y segundo premolar de los “condilartros”, y en particular en los Didolodontidae, no ha sido considerado en análisis previos. El precario registro fósil de estos grupos, y la escasez de materiales referibles a los primeros premolares, ha condicionado la utilización de estos caracteres en análisis previos (Cifelli, 1983a; 1993). Se incorporan en este análisis por primera vez datos de los P2 y P3.

0. Metacono en el P2: (0) ausente; (1) presente. (Figura 4.b.I.)

En los más tempranos “condilartros” el P2 suele tener una única cúspide principal, el paracono. El grado de molarización en el P2 nunca es en estas formas tan marcado como en el P3 o P4, por lo que la información más relevante en las siguientes comparaciones radica en la presencia o ausencia de metacono o el desarrollo de cúngulos más o menos marcados.

1. Precíngulo en el P2: (0) ausente; (1) presente. (Figura 4.b.I.)

El desarrollo de precíngulo parece ser un rasgo distintivo en ciertas formas como por ejemplo *Didolodus minor*, que se diferencia claramente con este carácter de *Didolodus multicuspis*.

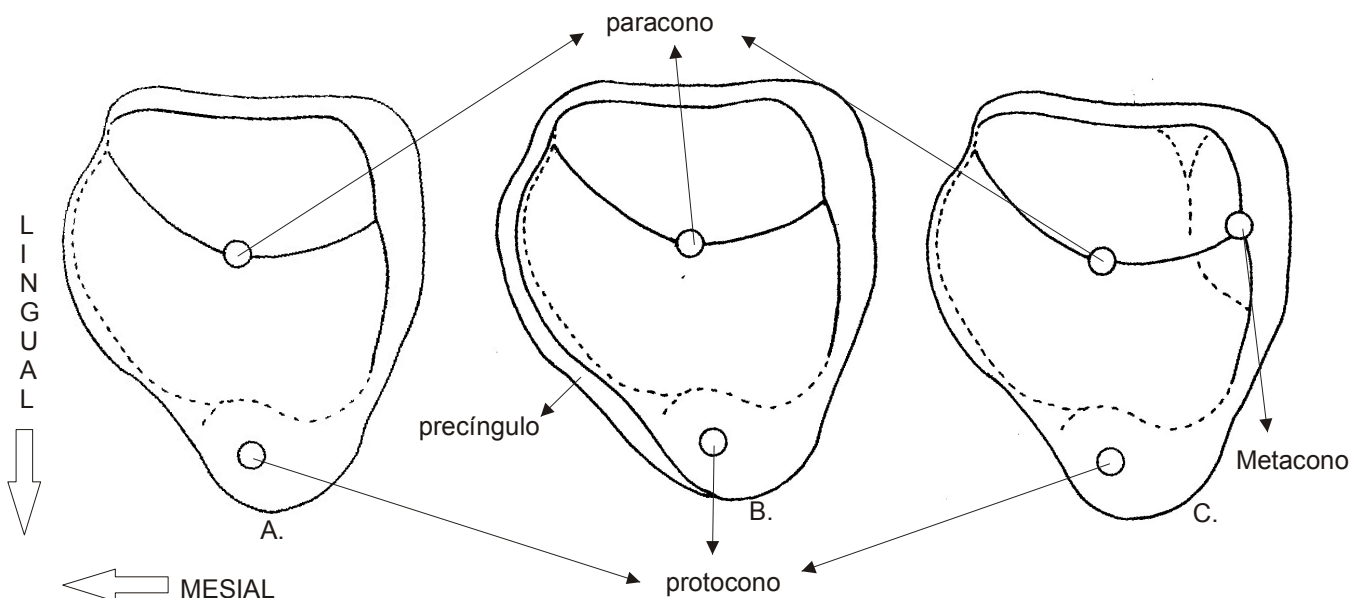


Figura 4.b.I. : Representación de los caracteres a través de P2 izquierdos. **A.:** P2 sin precíngulo ni metacono. **B.:** Desarrollo del precíngulo. **C.:** Con metacono.

2. Metacono en el P3: (0) ausente; (1) presente como una protuberancia de la postparacrista; (2) cúspide bien desarrollada, comparable al paracono. (Figura 4.b.II)

El P3 de los más tempranos “condilartros” está constituido por un paracono bien desarrollado, con un pequeño protocono, una pre y postprotocrista asociadas a un débil parastilo y mesostilo en los sectores mesiolabiales y distolabiales, respectivamente (Muizon y Cifelli, 2000). En los Didolodontidae, así como en los Protolipternidae, el tercer premolar aparece más molarizado. En *Paulacoutoia protocenica* el P3 es de contorno triangular y presenta un paracono voluminoso, rodeado por un cíngulo prácticamente continuo, engrosado distolingualmente en un destacable pero más pequeño protocono. El sector del protocono se encuentra separado del paracono por un conspicuo surco. Una preparacrista observada en MN 1461-V (aunque no así en MN 1460-V), y una postparacrista levemente desplazada al sector labial, conectan con un débil parastilo y metastilo respectivamente, que surgen como engrosamientos del mencionado cíngulo. No existen indicios de metacono.

En “*Asmithwoodwardia*” *scotti* el paracono es mesiodistalmente elongado y se encuentra más molarizado por la presencia de un incipiente metacono, distal a la cúspide principal. Un metacono de mayor tamaño adosado a la pared distal del paracono se observa en *Didolodus multicuspis* (MACN 1069). El proceso de molarización es más acentuado en este último caso, y se evidencia por el desarrollo de un paracónulo en muchos de los restos asignados a este taxón. Además, existe en numerosos especímenes una preprotocrista bien desarrollada que conecta al protocono con el paracónulo. La distinción del metacono es incluso más evidente en *Didolodus minor* (MMP 696M) que, a diferencia de *Didolodus multicuspis*, presenta además un P3 de contorno más triangular.

En referencia a los P3, cabe destacar que Muizon y Cifelli (2000) describen y figuran un P3 de *Protolipterna*, MCT 1626, desafortunadamente, este material no fue localizado durante el estudio de las colecciones de MCT (provisoriamente en la

Universidade Federal do Rio do Janeiro). La información de este premolar utilizada en la matriz ha sido tomada de los datos publicados por los autores.

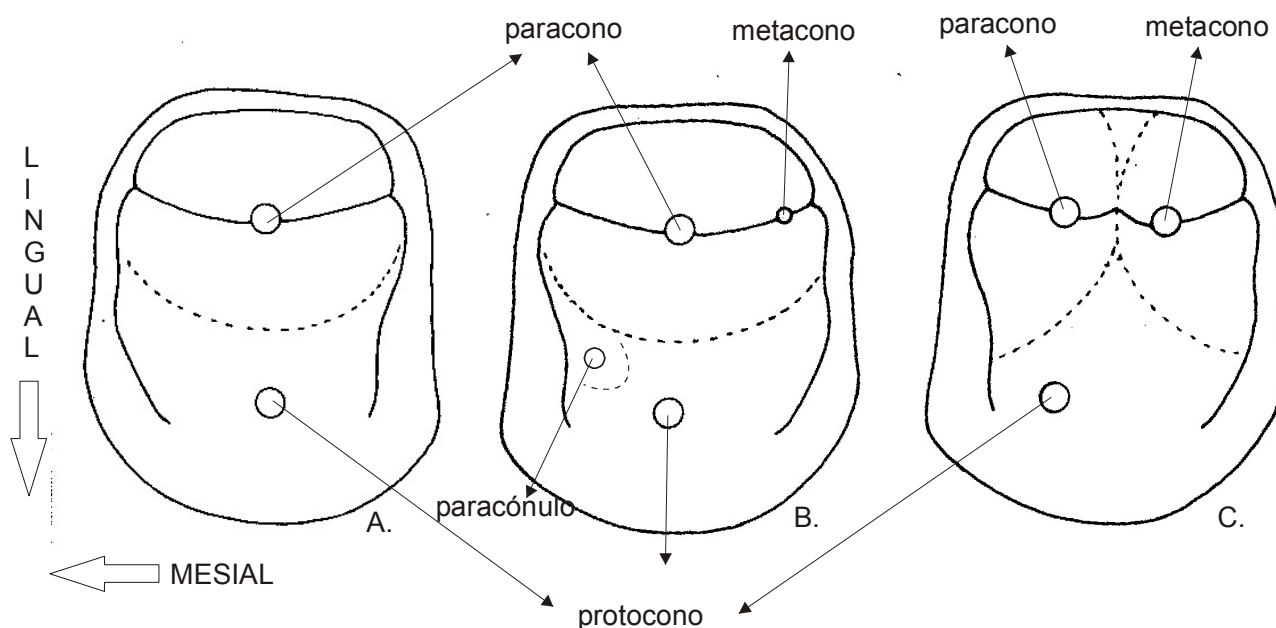


Figura 4.b.II.: Grado de desarrollo del metacono y presencia del paracónulo ejemplificado para el P3 y P4. **A.:** Sin metacono ni paracónulo. **B.:** Con metacono incipiente y con paracónulo desarrollado. **C.:** Con metacono grande y comparable al paracono.

3. Desarrollo del protocono en el P3: (0) con protocono incipiente y cingulo distolingual no expandido; (1) protocono de pequeño a mediano tamaño con cingulo distolingual expandido. (Figura 4.b.III.)

Ver comentario del carácter 2.

4. Paracónulo en P3: (0) ausente; (1) presente. (Figura 4.b.II.)

Ver comentario del carácter 2.

5. Metacónulo en el P4: (0) ausente; (1) presente.

El desarrollo o no de metacónulo y paracónulo no fueron considerados precedentemente en análisis filogenéticos de didolodóntidos. Estos caracteres parecen tener cierta importancia en función del grado de molarización del P4 y por lo

general el desarrollo del metacónulo parece ocurrir solo si ya se ha desarrollado el paracónulo.

6. Paracónulo en P4: (0) ausente; (1) presente. (Figura 4.b.II.)

Ver comentario del carácter 5.

7. Metacono en el P4: (0) ausente; (1) presente como una protuberancia de la postparacrista; (2) cúspide bien desarrollada y comparable al paracono.(Figura 4.b.II.)

Usualmente, el metacono presenta su ápice próximo al paracono y su base fuertemente fusionada a esta última cúspide. Sin embargo, Cifelli (1993) consideró para los didolodóntidos dos estados posibles, (0) ausente o fuertemente unido en su base al paracono, o subigual y bien separado de esta cúspide. Muizon y Cifelli (2000), por su parte, consideraron un estado intermedio para el metacono, criterio que se utilizó en este trabajo y comparable a lo observable en el P3.

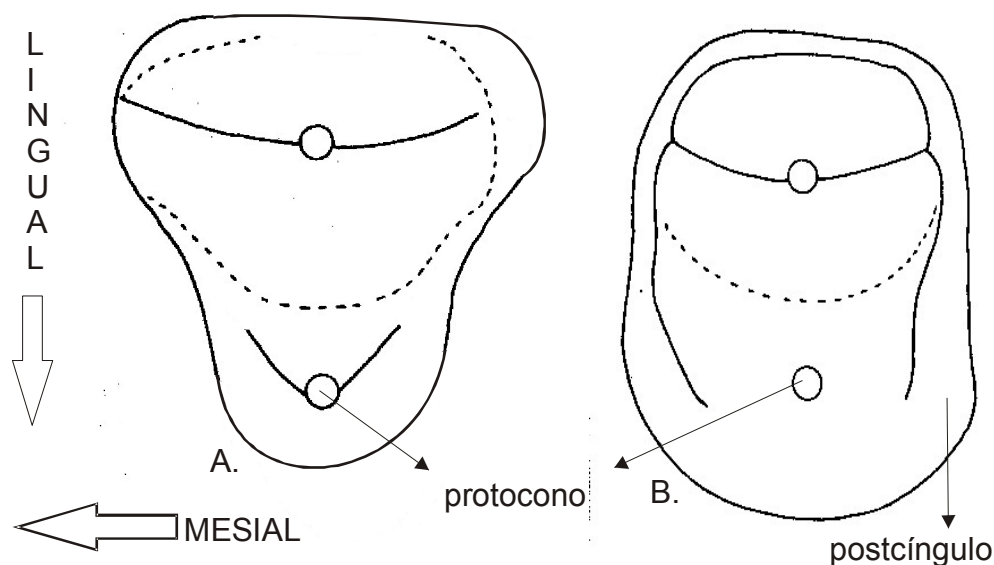
8. Contorno del P4: (0) triangular, con protocono no expandido en su base; (1) cuadrangular, con protocono expandido y precíngulo y postcíngulo bien desarrollado. (Figura 4.b.III.)

El precíngulo y el postcíngulo está bien desarrollado en los didolodóntidos y se extiende labialmente desde los márgenes linguales del protocono al parastilo y metastilo, respectivamente, contribuyendo al contorno del P4. Con excepción de los Kollpaniinae, los que presentan un P4 de contorno triangular al igual que la mayor parte de “condilartros” del Hemisferio Norte, las formas sudamericanas aquí estudiadas presentan una mayor molarización de los últimos premolares, en particular del P4, con un contorno rectangular.

Figura 4.b.III.: Desarrollo del protocono en el P3. **A.:** Protocono incipiente y postcíngulo no fuertemente expandido lingualmente. **B.:** Protocono voluminoso, con los márgenes linguales inflados y el postcíngulo bien desarrollado lingualmente.

9. Estructura de los premolares: (0) no inflados; (1) inflados.

Un carácter utilizado frecuentemente en la sistemática de distintos grupos de “condilartros”, tiene que ver con el hinchamiento o inflamamiento de la base de los premolares. Esto fue considerado como una sinapomorfía de los Mioclaenidae y los



Periptychidae, quienes fueron agrupados en los Bulbulodontata (Archibald, 1998). Sin embargo, esta interpretación parece ser altamente subjetiva, como destacan Muizon y Cifelli (2000), quienes aceptaron como hipótesis de trabajo dicha categoría, pero incluyendo además a los Didolodontidae y Litopterna. Sustentar a los Bulbulodontata sobre la base de este único carácter, no parece ser recomendable a razón del gran número de convergencias desarrolladas entre las distintas familias de “condilartros”, e incluso con otros mamíferos, en donde también se observa la hipertrofia de la base de la corona de los premolares.

4.c. Caracteres considerados para los molares superiores

10. Tamaño del M3 y M2: (0) M3 más largo que el M2; (1) M3 prácticamente igual de largo que el M2; (2) M3 más largo que el M2.

Los mayores cambios en el contorno entre los molares de los “condilartros” se observan entre el segundo y tercer molar, y pueden expresarse en las relaciones del largo mesiodistal y el ancho labiolingual. En efecto, el segundo molar de los Kollpaniinae y Didolodontidae presenta, por lo general muchas similitudes en su contorno con el primer molar. En ambos casos el eje mayor del diente transcurre en sentido labiolingual, pero en el primer molar tiende a ser de contorno más cuadrado, mientras que el segundo molar tiende a ser algo mayor y de contorno más rectangular. Entre estas dos morfologías suele existir cierto grado de solapamiento en las medidas, lo que dificulta la identificación correcta de dientes aislados. Sin embargo, el último molar generalmente muestra por lo común un cambio en la orientación del eje mayor del diente, determinando una morfología más variable entre los distintos taxones considerados. Por ejemplo, en “*Asmithwoodwardia*” *scotti* el eje principal en el M3 tiene una orientación labiolingual, al igual que en el M2. En *Didolodus multicuspis* y en *Escribania chubutensis* el eje principal del M3 es oblicuo, proyectándose desde el ángulo distolabial del molar al extremo distolingual, a nivel del hipocono. Este carácter es aquí codificado en función de las relaciones del largo (medida mesiodistal) de los dos últimos molares. Este carácter no ha sido utilizado anteriormente, pero reviste importancia dadas las amplias variaciones encontradas entre el último molar y los restantes.

11. Cíngulo labial en M1: (0) conformado por un pequeño reborde sin separación entre paracono y el metacono; (1) interrumpido a la altura del paracono; (2) interrumpido labial al mesostilo; (3) continuo y bien desarrollado mesiodistalmente. (Figura 4.c.I.)

La repisa estilar se encuentra caracterizada por la expansión labial al paracono y al metacono. En un sentido amplio la contracción o reducción de la misma fue ampliamente considerada como un carácter derivado en los mamíferos placentarios (Salles, 1996). En *Protoungulatum* y *Oxyprimus*, así como en los “condilartros” tales como *Baioconodon* (Arctocyoniidae), *Maiorana*, *Mimatuta* (Periptychidae), se observa

una marcada reducción de la superficie estilar en comparación con los “Zhelestidae” (Muizon y Cifelli, 2000). Sin embargo, dicha superficie se reduce muy tempranamente a un cíngulo labial, más o menos desarrollado según los casos, por ejemplo en la mayoría de los Mioclaenidae, Hyopsodontidae, e incluso en los Didolodontidae. En no pocos casos existe una variación serial de dicha estructura, siendo claramente distinta la situación de la misma en los distintos molares. En el Mioclaenidae *Protoselene opisthacus* (calco MLP de AMNH 101654), la repisa estilar se encuentra conformada por un cíngulo labial en el M2 y el M3; no obstante dicho cíngulo se encuentra interrumpido, labial al paracono en el M1 (Gelfo, 2004a). En *Didolodus multicuspis* el cíngulo labial solo se interrumpe por el importante desarrollo del mesostilo, pero se encuentra bien desarrollado labialmente al paracono y al metacono (Gelfo, 2004a). En *Paulacoutoia protocenica* y *Miguelsoria parayirunhor* se encuentra reducido el cíngulo labialmente al paracono, en los tres molares. En *Miguelsoria* existen excepciones ya que el cíngulo labial está bien desarrollado a nivel del paracono en el M2-3 de MCT 396. En *Escribania chubutensis* (MLP 90-II-12-63) existe un cíngulo labial completo para el M1 y el M2, mientras que en el M3 el cíngulo solo rodea al paracono y termina mesiolabial al metacono (Gelfo, 1999). Debido a la variabilidad serial de este carácter, la situación en los tres molares superiores ha sido considerada de modo independiente. Los estados de carácter para cada molar no son idénticos, debido a las particularidades encontradas en cada caso. De los tres molares superiores el tercero es el que muestra el mayor aspecto de variación. Además, cabe destacar que los estados de algunos de los restos asignados a *Asmithwoodwardia subtrigona* han sido considerados como polimórficos en el análisis.

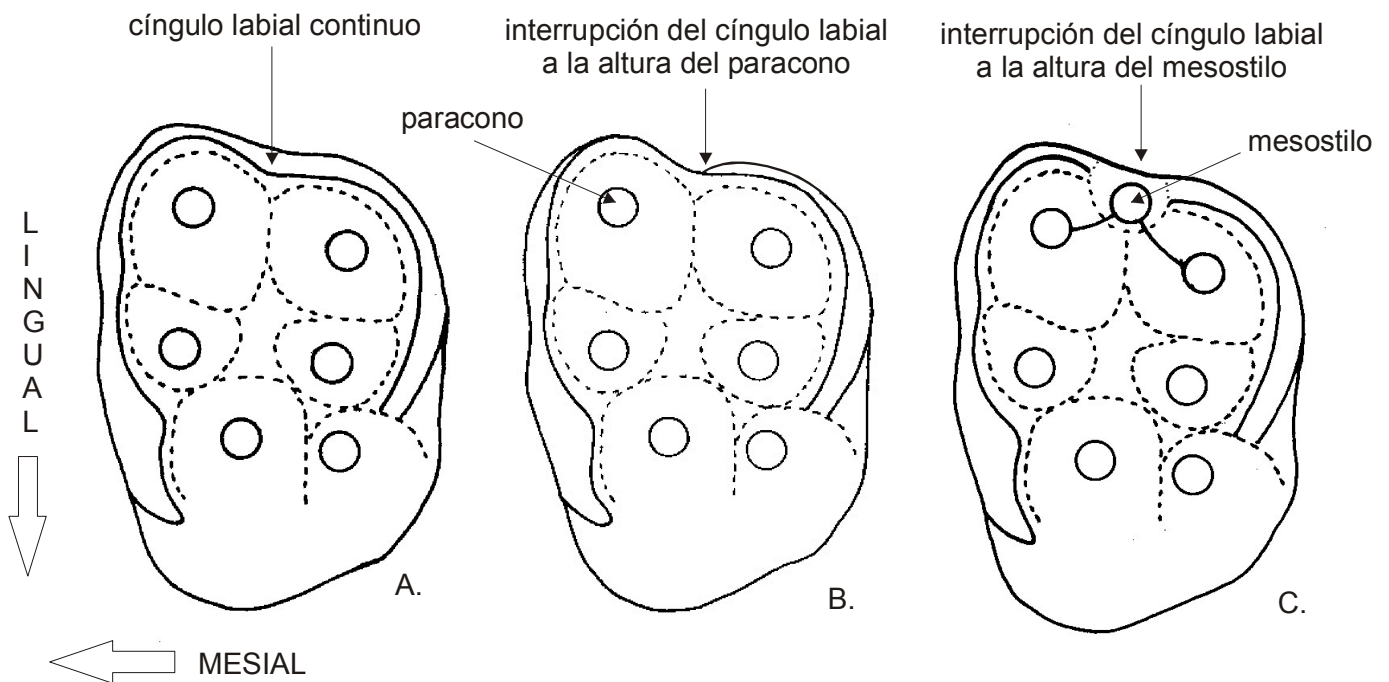


Figura 4.c.I.: Desarrollo del margen labial en los molares. **A.:** Con cíngulo labial continuo **B.:** Cíngulo labial interrumpido a nivel del paracono **C.:** El desarrollo del mesostilo interrumpe la continuidad del cíngulo labial.

12. Cíngulo labial en M2: (0): ausente; (1) conformado por un pequeño reborde sin separación del paracono y el metacono; (2) interrumpido a la altura del paracono; (3) interrumpido labial al mesostilo; (4) continuo y bien desarrollado mesiodistalmente.

Ver comentario del carácter 11.

13. Cíngulo labial en M3: (0): ausente; (1) conformado por un pequeño reborde sin separación del paracono y el metacono; (2) interrumpido a la altura del paracono; (3) interrumpido labial al mesostilo; (4) continuo y bien desarrollado mesiodistalmente; (5) interrumpido a nivel del metacono.

Ver comentario del carácter 11.

14. Tamaño del paracono y el metacono del M2: (0) paracono mayor que el metacono; (1) cúspides subiguales.

El paracono y metacono son dos cúspides que se encuentran siempre bien desarrolladas y, en la mayoría de los “ungulados”, las paredes internas de estas cúspides no se encuentran en un contacto estrecho como si ambas estuvieran fusionadas, tal como ocurre en algunos Leptictida tales como *Kennalestes*, del Cretácico (Salles, 1996). En los “ungulados” estudiados, el paracono y el metacono tienen una importante separación y se observa generalmente un contacto distal entre las bases de dichas cúspides. Este carácter fue utilizado por Muizon y Cifelli (2000), quienes consideraron como estado plesiomórfico la presencia de contacto entre el paracono y el metacono, con una centrocrista en forma de “V” o una angosta “U”, en relación con una pequeña cuenca del trígono; y como estado derivado la falta de contacto entre estas cúspides con una centrocrista en forma de “U”, en relación a una cuenca del trígono expandida. Consideraron este último estado únicamente presente en *Protolipterna* y *Asmithwoodwardia* (refiriéndose exclusivamente a “*Asmithwoodwardia*” *scotti*). Entre los taxones que codificaron con el estado primitivo, he podido observar que la relación entre el paracono y el metacono parece ser muy estrecha en *Pucanodus gagnieri* (por ejemplo MHNC 8343), donde la cara distal del paracono y la mesial del metacono están unidas y separadas por un surco; pero ambas cúspides están claramente separadas en el resto de los taxones. Esto hace muy dificultoso discriminar visualmente este carácter, el cual cuando se analiza la totalidad de los taxones incluidos parece ser parte de un rango de variabilidad continua difícilmente acotable en caracteres discretos. No por la naturaleza continua del carácter sino por la imposibilidad de fijar un criterio para analizarlo, este carácter ha sido excluido de la matriz.

La altura y el tamaño relativo del paracono y el metacono ha sido frecuentemente utilizado en la literatura como un carácter importante. Ya en los “Zhelestidae” el paracono del M2 es mayor y más voluminoso que el metacono (Nessov *et al.*, 1998) lo que fue interpretado como una la condición primitiva (Muizon y Cifelli, 2000). Estas cúspides son a lo sumo subiguales en *Mimatuta* y *Maiorana*, pero nunca el metacono es mayor y más voluminoso que el paracono. En algunos taxones

incluso se observa cierto rango de variabilidad intraespecífica en cuanto al tamaño de las cúspides. Por otra parte, la relación de desigualdad se ve incrementada por lo general en el M3, debido al acortamiento de la mitad distal de dicho molar. También se prestó atención al tamaño relativo de estas cúspides en el M1, en donde si bien el paracono es levemente mayor, no existe una variación de volumen tan importante ni evidente como en el M2 y M3. Sin embargo, en el M3 siempre el paracono es mayor que el metacono, con lo cual este carácter tampoco resulta útil para discriminaciones interespecíficas. Por tal motivo, éste carácter solo se considera para el M2.

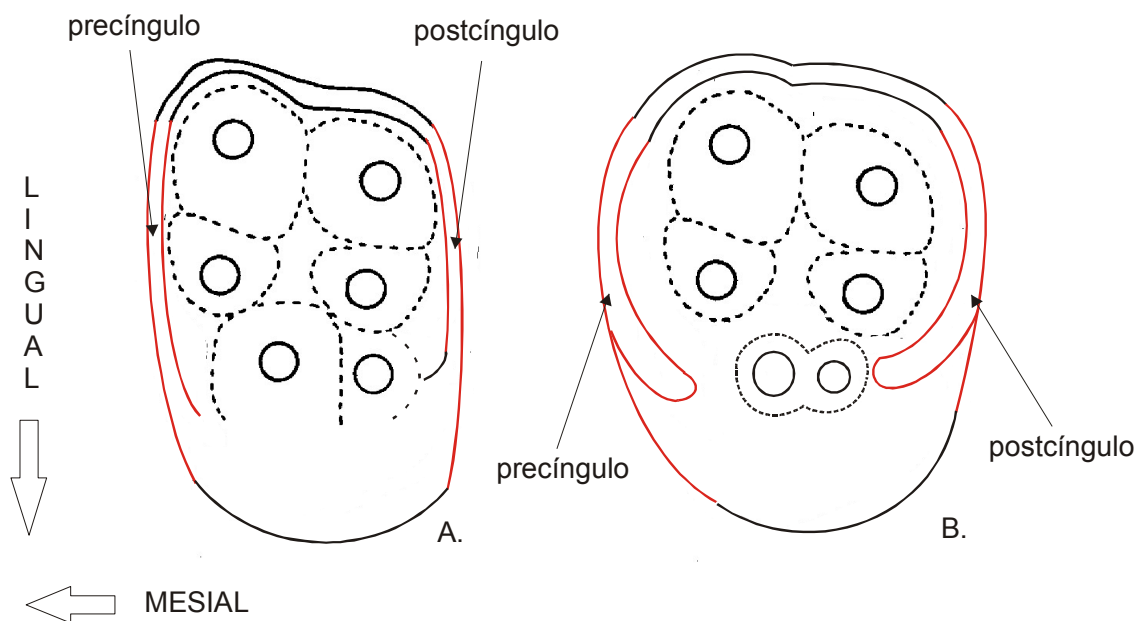
15. Posición del paracono y metacono en el M2: (0) alineados mesiodistalmente; (1) metacono ubicado más lingual.

La posición relativa del paracono y el metacono fue considerado por Salles (1996) como la ubicación mesiodistal, y el grado de contacto entre las paredes internas de estas cúspides en el sentido explicado anteriormente. Sin embargo, ese sentido fue discutido en el carácter 14. La posición relativa del paracono y el metacono ha sido aquí considerada en función del eje mesiodistal, discriminando si las cúspides se encuentran alineadas o alguna de ellas presenta una posición más labial. Muizon y Cifelli (2000), quienes únicamente consideraron este carácter para el M2, indican que la ubicación más lingual del metacono comienza a insinuarse, entre otros, en los “Zhelestidae”, *Protoungulatum*, *Oxyprimus*, *Mimatuta* y *Baioconodon*. En el caso de los Kollpaniinae *Molinodus* y *Simoclaenus*, el metacono del M2 se encuentra marcadamente más lingual y contrasta con el menor desplazamiento de esta cúspide en el M1. En al menos uno de los materiales más completos referidos a *Asmithwoodwardia subtrigona* (MLP 66-V-12-2005), la posición relativa de las cúspides varía entre el M1-2 y el M3, encontrándose prácticamente alineadas en el M1 y M2, mientras que en el M3 el paracono es claramente más labial que el metacono. Esta distinción serial del carácter se refleja también en otros taxones. Por ejemplo, en las especies referidas a *Didolodus* suelen existir posiciones similares para estas cúspides entre el M2 y M3, mientras que en las especies referidas a *Ernestokokenia* las cúspides suelen encontrarse alineadas en el segundo molar superior y presentar en el M3 un metacono más lingual.

16. Posición del paracono y metacono en el M3: (0) alineados mesiodistalmente; (1) metacono en ubicación más lingual.

Ver comentario del carácter 15.

Figura 4.c.II.: Contornos mesiales y distales de los molares. **A.:** Precíngulo y postcíngulo más o menos recto labiolingualmente. **B.:** Contorno redondeado por el precíngulo y postcíngulo,



cóncavos internamente (B basado en M2 de *Escribania chubutensis*; nótese también la proximidad del hipocono y el protocono).

17. Trayecto del precíngulo hacia el margen lingual en los molares superiores: (0) mas o menos recto, (1) marcadamente cóncavo internamente en toda la extensión del cíngulo. (Figura 4.c.II.)

La forma de los cíngulos se encuentra íntimamente vinculada con el contorno de los dientes, y no ha sido utilizada por autores precedentes. En los molares más o menos rectangulares, ambos cíngulos pueden ser rectos y prácticamente paralelos, en particular en el sector medio (por ejemplo en el M1 de *Didolodus multicuspis* MACN 10690). En otros de contorno más triangular, si bien los mencionados cíngulos son rectos, tienden a ser convergentes lingualmente (por ejemplo en M1 de *Molinodus*

suarezi MHNC 1247). Finalmente, el precíngulo y el postcíngulo pueden ser marcadamente redondeados, siendo ambos cóncavos hacia sus caras internas (por ejemplo, en los M2 de *Escribania chubutensis*, MLP 90-II-12-63 y *Raulvaccia peligerensis*, MLP 90-II-12-69).

18. Presencia de protostilo: (0) ausente; (1) presente como una pequeña elevación del precíngulo; (2) cúspide grande y bien desarrollada comparable en tamaño a los cónulos. (Figura 4.c.III.)

El desarrollo del protostilo fue utilizado por Simpson (1948) en su distinción entre *Didolodus* y *Argyrolambda*. Sin embargo, este carácter no fue considerado en trabajos ulteriores. Muizon y Cifelli (2000) realizan un comentario respecto del desarrollo de la cúspide sobre el precíngulo, aunque sin referirlo al protostilo ni considerarlo en el análisis filogenético. La presencia de una cúspide sobre el precíngulo, ubicada sobre el sector más lingual, entre el paracónulo y el margen mesial del protocono, constituye un rasgo característico de los Didolodontidae, ciertos Litopterna, y algunos Mioclaenidae (por ejemplo *Mioclaenus* y *Pascualodus*). No obstante existen distintos grados de desarrollo de la misma. En los Kollpaniinae el protostilo no suele estar desarrollado, así como en *Asmithwoodwardia scotti* y *Miguelsoria parayirhunor*. En *Ernestokokenia patagonica*, *Escribania chubutensis*, *Raulvaccia peligerensis* esta cúspide es débil y con escaso desarrollo, diferenciándose apenas como una elevación del precíngulo. Lo mismo ocurre en *Paulacoutoia protocenica*, con la excepción del M1 de MCT 968, donde el cíngulo no muestra indicios de la cúspide, a diferencia del M2 y M3 del mismo material. En las especies de *Didolodus*, por el contrario, dicha cúspide siempre es voluminosa.

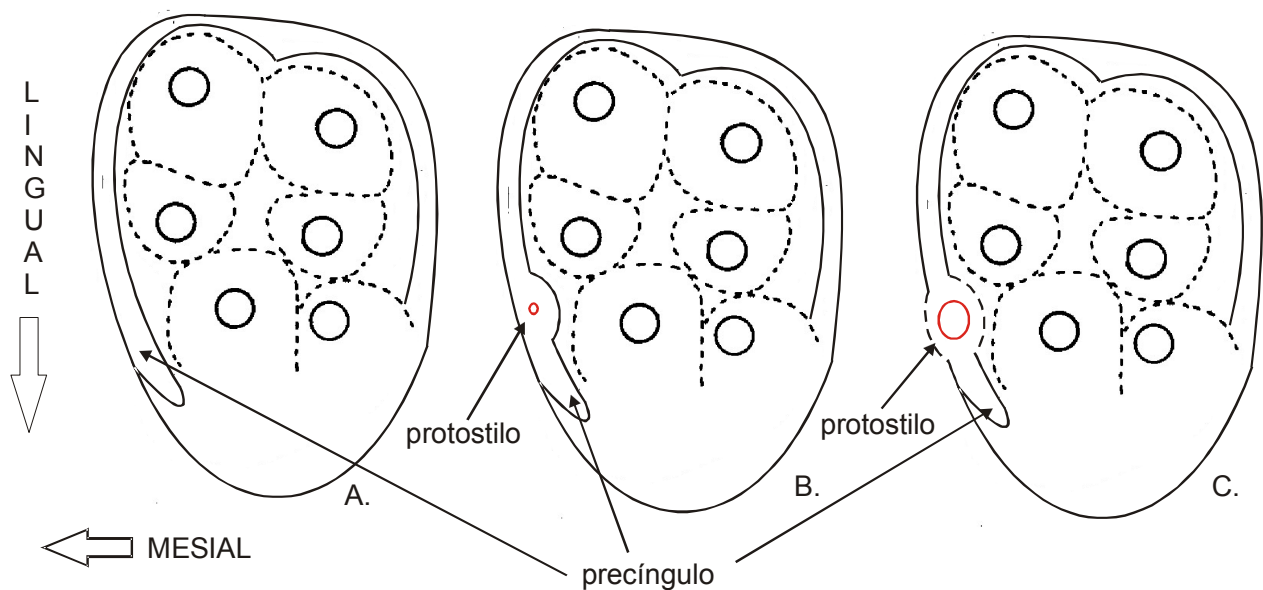


Figura 4.c.III.: Desarrollo del protostilo sobre el precíngulo. **A.:** Cúspide ausente. **B.:** Levemente desarrollada como una protuberancia del precíngulo **C.:** Cúspide voluminosa comparable a los cónulos.

19. Trayecto del postcíngulo desde el metastilo o el sector distal del metacono, al margen lingual en el M1 y M2: (0) mas o menos recto; (1) marcadamente cóncavo internamente en toda la extensión del cíngulo. (Figura 4.c.II.)

Ver comentario del carácter 17.

20. Trayecto del postcíngulo desde el metastilo o el sector distal del metacono, al margen lingual M3: (0) mas o menos recto, (1) marcadamente cóncavo internamente en toda la extensión del cíngulo.

Ver comentario del carácter 17.

21. Cúspide sobre el postcíngulo en el M1 y M2: (0) ausente (1) presente. (Figura 4.c.IV.)

Esta cúspide podría ser homóloga a la referida por Hershkovitz (1971) como postentocónulo. Trabajos anteriores no han considerado este carácter en el análisis de los didolodóntidos. La presencia de una cúspide sobre el postcíngulo, labial al

hipocono y de menor tamaño que esta última, se observa en algunas de las especies de Didolodontidae, si bien en la mayoría, así como en las formas con hipocono analizadas, este carácter esta ausente. En particular, puede observarse en el M3 referido a *Ernestokokenia nitida* (= tipo de *Enneoconus parvidens*, MACN 10726) como una protuberancia del postcíngulo adosada sobre la cara labial del hipocono. Algo similar se observa en los M3 de *Didolodus multicuspis*.

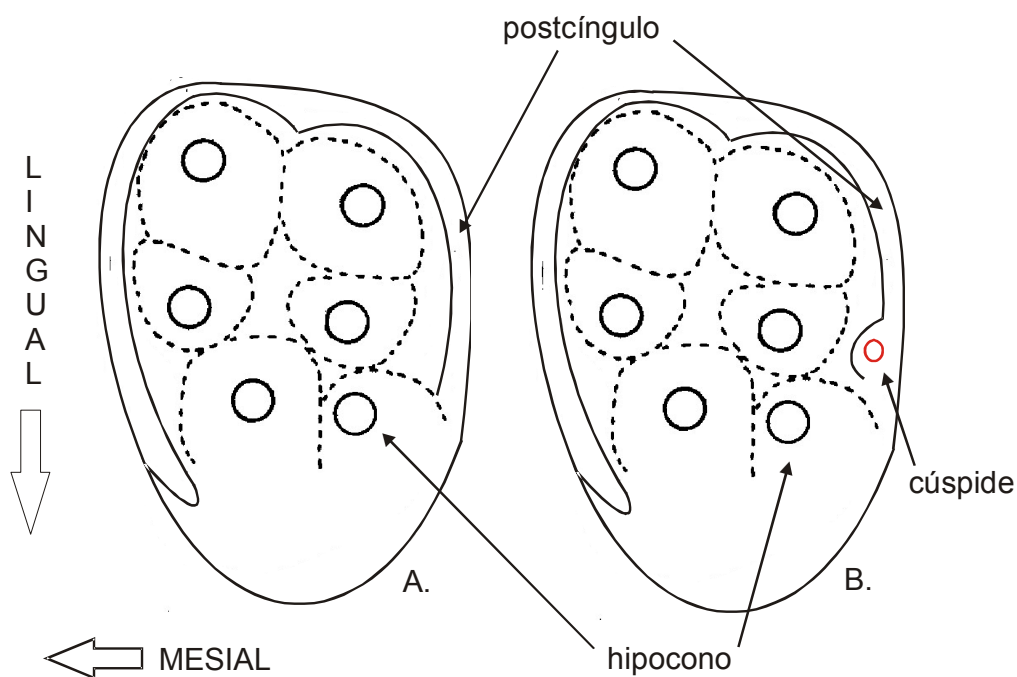


Figura 4.C.IV.: Desarrollo de la cúspide distolabial al hipocono. **A.:** Postcíngulo sin cúspide desarrollada. **B.:** Cúspide sobre el postcíngulo presente.

22. Cúspide sobre el postcíngulo en el M3: (0) ausente; (1) presente.

Ver comentario del carácter 21.

23. Extremidad lingual del postcíngulo: (0) al mismo nivel que el precíngulo; (1) ubicado a un nivel más elevado que el precíngulo.

Otro carácter utilizado en los análisis de “condilartros” corresponde al punto de contacto del precíngulo y postcíngulo, con el protocono en vista lingual. Los extremos linguales de estos cíngulos pueden encontrarse a la misma altura respecto de la base de la corona, o el postcíngulo puede ubicarse más elevado, como se observa en

ciertos Mioclaenidae del hemisferio Norte (Muizon y Cifelli, 2000). Es probable que este carácter sea dependiente de la presencia o ausencia de hipocono. Sin embargo, esta cúspide no es homóloga en todos los grupos de mamíferos, reconociéndose al menos tres orígenes independientes (Jernvall, 1995). En la mayor parte de los ungulados surge como una protuberancia lingual del postcíngulo, con lo cual la altura del cíngulo podría ser objetado por ser dependiente de la presencia del hipocono, sobre todo si se considera el carácter continuo del hipocono desde una pequeña protuberancia en el postcíngulo hasta una cúspide grande y bien diferenciada. A pesar de estas consideraciones se he decidido incluir la extremidad lingual del postcíngulo como un carácter más debido a que no se ha realizado una discriminación en el desarrollo del hipocono desde una pequeña protuberancia a una cúspide bien conformada, en cuyo caso este carácter podría considerarse redundante.

Excepcionalmente en *Paulacoutoia protocenica* se presenta un conspicuo hipocono, pero existe una breve proyección que desciende lingualmente desde esta cúspide hacia la base del protocono (ver por ejemplo MN-1455V). Algo similar ocurre, como se comentó anteriormente, con un M2 de *Protolipterna ellipsodontoides* (MCT 1392) donde el precíngulo y el postcíngulo quedan entonces a la misma altura, a diferencia del resto de los materiales asignados a esta especie.

24. Cíngulo lingual en los M1 y M2: (0) ausente; (1) presente. (Figura 4.c.V.)

Uno de los caracteres mejor analizados en relación a estas estructuras tiene que ver con el contacto lingual entre el precíngulo y el postcíngulo, a través de un cíngulo lingual al protocono (Salles, 1996). Con una única excepción, ninguno de los taxones presenta de modo constante en todos sus molares un cíngulo lingual. No obstante este carácter suele presentarse en ciertos casos en algunos molares y ha sido codificado en muchos casos como polimórfico. En los escasos molares asignados a *Ernestokokenia patagonica* existe siempre un cíngulo lingual. En materiales referidos en el presente análisis a *Didolodus multicuspis*, un M2 (MACN 10737, tipo de *Didolodus dispar*) y un M1 (MACN 10730, tipo de *Lonchoconus lanceolata*) se observa un cíngulo lingual basal al protocono, más marcado en el primero y más atenuado en el segundo. Sin embargo, ninguno de los M3 referidos a

Didolodus muestra indicios de este cóngulo. Por el contrario, el M3 de *Lamegoia conodonta* (MCT 1490) presenta un cóngulo lingual bien desarrollado que bordea la base del protocono hasta contactar la cara mesial del hipocono. En *Protolipterna ellipsodontoides* el cóngulo lingual suele estar marcado en el M3 de MCT 1392, mientras que en el M2 desde la base del hipocono se proyecta un breve postcóngulo hacia el sector lingual del protocono. En el M3 de MCT 18898 el postcóngulo se encuentra muy engrosado en el extremo distal al protocono, y se observa una breve proyección sobre la cara lingual que es acompañada por una del precóngulo, pero este breve cóngulo no abraza por completo la cara lingual del protocono. En el M3 de MCT 1889 el sector lingual del protocono se encuentra desprovisto de cóngulo.

25. Cóngulo lingual M3: (0) ausente; (1) presente.

Ver comentario del carácter 24.

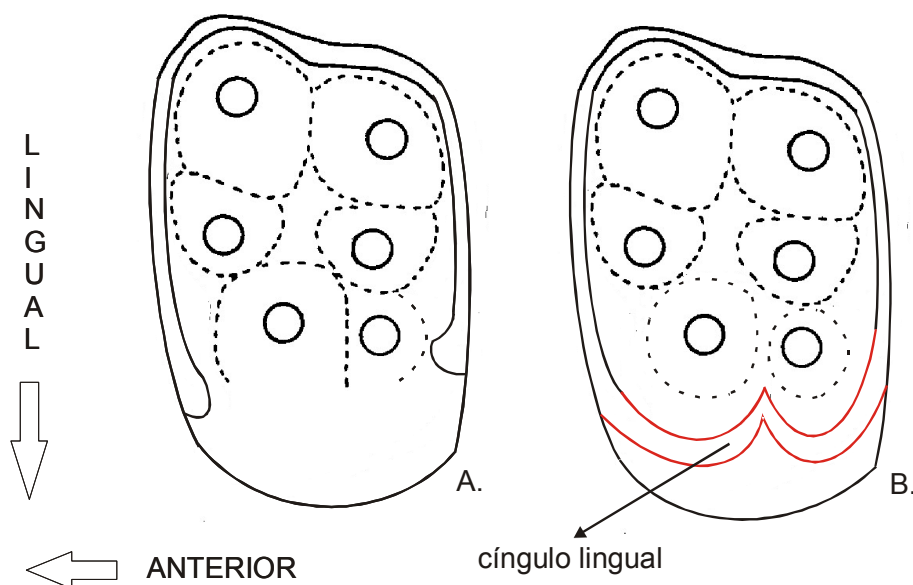


Figura 4.c.V.: Desarrollo del cóngulo lingual. **A.:** Precóngulo y postcóngulo sin continuidad sobre la cara lingual del protocono. **B.:** Cóngulo lingual desarrollado conectando el precóngulo y el postcóngulo.

26. Hipocono en el M1-2: (0) ausente; (1) presente. (Figura 4.c.VI.)

Esta cúspide constituye una importante innovación evolutiva como adición al primitivo arreglo de tres cúspides en los más tempranos Theria (Hunter y Jernvall, 1995). Sin embargo, su nombre esta sujeto a gran confusión debido a que el hipocono ha evolucionado de modo convergente durante el Cenozoico más de 20 veces. El término hipocono es utilizado topográficamente para referirse a la cúspide de posición más distolingual. Pero es frecuente que no se discrimine su uso aún cuando la intención es, en muchos de los estudios, referirse a una homología histórica (Van Valen, 1994). El término hipocono se ha utilizado frecuentemente en distintos grupos para referirse a la cúspide derivada del postcúngulo (Paucituberculata, Mixodecta, Perissodactyla, Macroscelida y Ursidae entre otros); del metacónulo (en Polydolopoidea, Caroloameghinoidea, Artiodactyla); del metacono (en Caryphodontidae), e incluso del protocono (en Dinocerata) (Hunter y Jernvall, 1995). Entre los “condilartros” se reconoce un origen vinculado con el postcúngulo. No obstante, es interesante notar que en los Kollpaniinae si bien no se observa ninguna cúspide distolingual al protocono, existe un importante alargamiento mesiodistal de esta última y, en el caso particular de *Molinodus suarezi* (MHNC 8280), el protocono parece estar duplicado. El desgaste sobre el M1 deja una figura en forma de “8”; en el M2 las cúspides se encuentran bien individualizadas. En el presente trabajo, el término hipocono se refiere exclusivamente a la cúspide derivada del postcúngulo, y se analizará por separado en los dos primeros molares y en el último. Considerando el desarrollo del hipocono a partir del postcúngulo, es posible seguir una secuencia gradual y continua desde la ausencia de hipocono hasta una cúspide bien constituida. Tradicionalmente, los Mioclaenidae han sido considerados como primitivos por la ausencia de hipocono (Simpson, 1937), y tal es el caso de los Kollpaniinae, donde el grosor lingual del precúngulo y el postcúngulo es similar y no se observa ningún indicio de hipocono. En *Bubogonia*, *Valenia wilsoni* Muizon y Cifelli, 2000, y *Promioclaenus acolytus* se ha reconocido un engrosamiento respecto al postcúngulo que interpretaron como un primer paso en el desarrollo del hipocono (Muizon y Cifelli, 2000). Todos los Didolodontidae y Litopterna presentan hipocono en los M1-2 que puede ubicarse más o menos lingual respecto al protocono. La importancia de esta cúspide en la

sistemática de los Didolodontidae fue puesta de manifiesto por Cifelli (1983a, 1993) quien consideró como una sinapomorfía de la familia la presencia de hipocono en el M3, y apartó de esa familia de modo tentativo a *Asmithwoodwardia* pero exclusivamente sobre la base de los restos referidos a la especie Itaboraiense “*Asmithwoodwardia*” *scotti*. Sin embargo, cabe destacar, que este carácter no fue particularmente explicitado en trabajos posteriores (Muizon y Cifelli, 2000). La presencia o ausencia de hipocono en el M3 parece variar en distintos grupos de “condilartros”. Entre los Hyopsodontidae como *Litomytus dissentaneus* (calco MLP de AMNH 35933) y en el Mioclaenidae *Protoselene opisthacus* (claco MLP de AMNH 101654) existe un pequeño hipocono producto de una protuberancia lingual del postcúngulo en el M1-2, mientras que se conserva en el M3 un postcúngulo bajo sin hipocono e incluso en el primer taxón está reducido en comparación con los molares precedentes. En *Protoselene*, esta característica se encuentra atenuada por la continuidad lingual del cúngulo en la base del protocono.

La presencia de hipocono es variable a nivel serial, siendo generalmente el M3 el que carece de esta cúspide, o donde su presencia es variable en un mismo taxón. En *Asmithwoodwardia scotti* (no así en *Asmithwoodwardia subtrigona*, donde un incipiente hipocono en el M3 es observable como una protuberancia del postcúngulo) y *Protolipterna ellipsodontooides*, el hipocono está presente en los M1-2, pero ausente en el M3. En la mayoría de los materiales asignados a *Miguelsoria parayirunhor*, el hipocono está ausente en el M3; sin embargo, en MCT 2288 existe una modesta cúspide distolingual al M3. También se reconoce cierta variabilidad entre formas en las que usualmente se reconoce dicha cúspide como *Paulacoutoia protocenica*, donde el hipocono está presente en todos los molares y en casi todo el material examinado. No obstante en el material MN -1452 referido a dicho taxón y correspondiente a un M3, se observa que el postcúngulo se extiende distal al protocono, pero sin que exista un hipocono desarrollado.

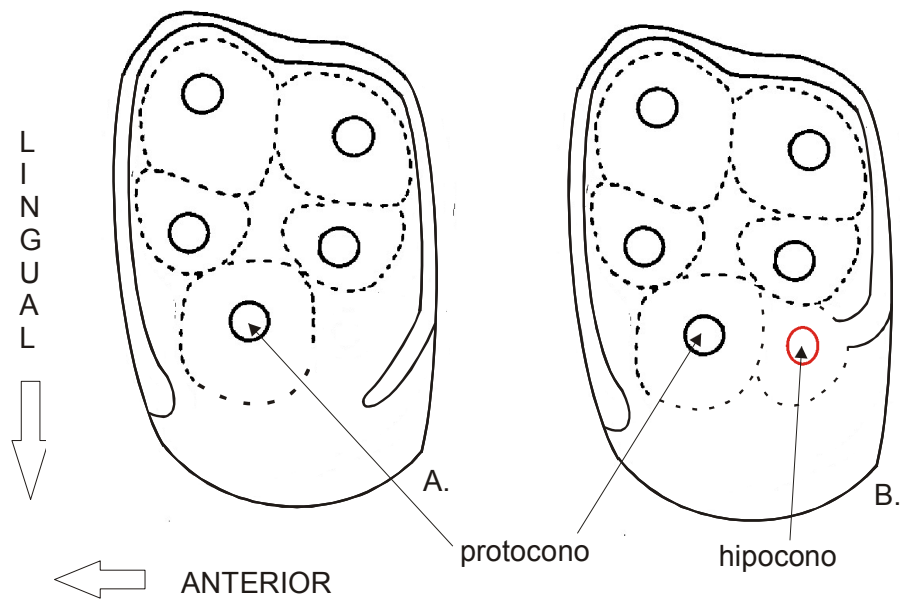


Figura 4.c.VI.: Desarrollo de hipocono. **A.:** Esquemización de la ausencia de hipocono. **B.:** Presencia de hipocono

27. Hipocono en el M3: (0) ausente; (1) presente.

Ver comentario del carácter 26.

28. Tamaño de los cónulos en M1-3. (0) pequeño a medio; (1) grandes.

Este carácter fue considerado por Muizon y Cifelli (2000). El desarrollo de los cónulos está íntimamente relacionado con el de las cristas internas y externas, que serán consideradas en otros caracteres. Los taxones más antiguos utilizados en este trabajo, tales como *Protoungulatum donnae* o los Kollpaniinae, presentan paracónulos y metacónulos pequeños en relación al resto de las cúspides principales. Lo mismo se evidencia en algunas formas más modernas como *Asmithwoodwardia* o *Protolipterna*, que comparten con las anteriores un reducido tamaño general de los molares. Sin embargo, cabe destacar que el tamaño general de los molares no parece estar vinculado directamente con el de los cónulos. Las especies de *Ernestokokenia* presentan cónulos medianos o pequeños, y un tamaño general comparable al que se observa en *Didolodus multicuspis*. Muizon y Cifelli (2000) consideraron, para el caso

de *Ernestokokenia*, la presencia de cónulos agrandados, a diferencia de la codificación del presente análisis, donde no solo se discriminan las distintas especies de este género, sino que se consideraron cónulos pequeños a medianos.

29. Posición transversa de los cónulos en los M1-3: (0) cónulos más próximos a la cara labial del protocono que a una posición media; (1) cónulos más próximos a una posición media.

En función de la morfología de los cónulos, Salles (1996) ha discriminado seis caracteres independientes; sin embargo, de éstos el que revisten mayor importancia para el análisis de los didolodóntidos corresponde a la ubicación de los mismos y el contacto de sus bases con las cúspides labiales o con el protocono. Los cónulos ubicados próximos a la base del protocono son comunes en los miembros más primitivos de muchas familias de “condilartros”, mientras que en la mayoría de los Didolodontidae los cónulos presentan un contacto en el flanco labial del protocono pero se ubican prácticamente equidistantes de los márgenes labial y lingual de los dientes. Este carácter ya fue utilizado en trabajos previos, tanto para “condilartros” como “Zhelestidae” (Nessov *et al.*, 1998; Muizon y Cifelli, 2000; Gelfo, 2004a). En contraposición a los análisis previos (Muizon y Cifelli, 2000; Gelfo, 2004a) la inclusión de un mayor número de especímenes permitió definir los estados de *Protolipterna* y *Asmithwoodwardia* con cónulos más próximos a una posición media que al protocono.

30. Crista premetaconular: (0) presente; (1) ausente. (Figura 4.c.VII.)

La reducción de las cristas conulares parece estar relacionada con el incremento en el tamaño de los cónulos y con la amplitud de la cuenca del trígono. Muizon y Cifelli (2000) consideraron el desarrollo o ausencia de las cristas conulares internas como un único carácter, sin discriminar la crista postparaconular y la premetaconular. En el presente análisis, pareció más oportuno escindir dicho carácter y considerar la presencia o ausencia de ambas cristas como caracteres independientes. Además, si bien en la gran mayoría de los taxones analizados las cristas internas se encuentran ausentes, en determinados taxones las cristas pueden aparecer en algunos especímenes adquiriendo un desarrollo variable, y estar

ausentes en otros, constituyendo en determinados taxones un carácter polimórfico. Muizon y Cifelli (2000) destacaron esta variabilidad para *Miguelsoria*, *Paulacoutoia* y *Protolipterna*, pero no la consideraron en su matriz de datos como polimorfismos. En efecto en algunos restos asignados a *Miguelsoria parayirhunor* (MCT 397-M y MCT 398-M) existe una leve crista premetaconular –pero no postparaconular- proyectada labialmente a la cara mesial del metacono. Este rasgo variable es muy susceptible al desgaste, por lo que debe analizarse en detalle según los casos. El mismo tipo de variabilidad se observa en *Protolipterna ellipsodontoides*, por lo que estos últimos taxones han sido considerados como polimórficos para este carácter. En un material referido a *Paulacoutoia protocenica* (MN-1459-V) no existe crista premetaconular, y se observa una crista postparaconular corta y dirigida hacia la base del paracono. Sin embargo, este material presenta además otros caracteres peculiares respecto del resto de los asignados a esta especie, como ser un posicionamiento muy mesial del paracónulo, un paracono muy voluminoso e incluso mayor que el protocono, y una reducción del tamaño de los cónulos. Por tal motivo, y si bien no existen elementos suficientes como para referir dicho material a una nueva especie, en este taxón no se ha considerado la presencia o ausencia de crista postparaconular como un carácter polimórfico.

La crista postparaconular y la premetaconular de *Asmithwoodwardia subtrigona*, que no fueran consideradas en trabajos previos, se encuentran bien desarrolladas y suelen delimitar conjuntamente con las cristas conulares externas pequeñas cuencas en la base lingual del paracono y metacono respectivamente.

31. Crista postparaconular: (0) presente; (1) ausente.

Ver comentario carácter 30.

32. Desarrollo de la crista preparaconular en relación al precíngulo: (0) estructuras independientes; (1) crista contactando al precíngulo a través del contacto con el parastilo; (2) crista proyectada entre el parastilo y el paracono (3) crista muy reducida o ausente. (Figura 4.c.VII.)

El desarrollo de la crista preparaconular y de la crista postmetaconular es sumamente variable entre los “ungulados”, y en particular en los “condilartros” (Van Valen, 1988), e incluso no tienen en todos los casos el mismo grado de desarrollo. En tempranos “condilartros” el desarrollo de estas cristas es variable pero por lo general las cristas externas de los cónulos se extienden con componentes labiales importantes, y contactan el precíngulo o postcíngulo, respectivamente, o se unen independientemente al parastilo o metastilo. Van Valen (1966) denominó paracíngulo y metacíngulo a las extensiones labiales de las cristas preparaconular y postmetaconular respectivamente. Según Muizon y Cifelli (2000), los distintos tipos de contacto de las cristas conulares con la región estilar han ocurrido independientemente en distintos grupos de “condilartros”. En ciertos casos, el contacto de las cristas conulares externas con los estilos puede ser explicado por el desarrollo del precíngulo y el postcíngulo, y la “captura” por parte de éstos del paracíngulo y metacíngulo respectivamente. Estas relaciones tienen un extenso tratamiento en Muizon y Cifelli (2000) tanto para los Mioclaenidae como para otras familias de “condilartros”. Allí se plantea que para *Tiucloaenus*, *Pucanodus*, didolodóntidos y primitivos litopternas las conexiones estilares de las cristas (metacíngulo *sensu* Van Valen, 1966) han sido capturadas por el postcíngulo, y la crista postmetaconular no se desarrolla, lo que fuera denominado para la crista postmetaconular como “tipo 6” (Muizon y Cifelli, 2000). Sin embargo, las relaciones de la crista preparaconular y la postmetaconular con el precíngulo y el postcíngulo, respectivamente son algo más complejas y poseen un importante valor sistemático a la hora de diferenciar ciertas formas. En *Didolodus multicuspis* (AMNH 109617), “*Asmithwoodwardia*” *scotti* (MCT 358-M) y *Miguelsoria parayirunhor* (MNRJ 4094 V) la crista preparaconular es corta, gruesa, y proyectada hacia el parastilo, pero sin llegar a interrumpir en su trayecto al precíngulo. En las especies de *Didolodus*, la crista postmetaconular parece variar desde reducida a desarrollada en sentido labial pero sin interrumpir al postcíngulo. En *Paulacoutoia protocenica*, el desarrollo de las cristas conulares externas es variable, observándose cristas preparaconulares y postmetaconulares en algunos especímenes (e.g.: MN 1457 V) pero siendo prácticamente irreconocibles por el grado de reducción en otros casos (MCT 968-M).

En *Lamegoia conodonta* las cristas están ausentes en la mayor parte de los materiales. Sin embargo, en MN 1464 se observa el contorno del paracónulo formando un borde mesiolingual adosado sobre la cara mesial del paracono, bien separado del precíngulo por un surco. Esto podría corresponder al remanente de la crista preparaconular. En el caso puntual de *Lamegoia*, el desarrollo de las cristas podría estar enmascarado por el desarrollo bulboso de la base de los cónulos, que incorporaría de este modo parte de las cristas. En *Escribania chubutensis* y *Raulvaccia peligrensis* la crista preparaconular contacta al parastilo independientemente del precíngulo. Si bien el parastilo parece ser muy grande y se encuentra desgastado, no parece existir interrupción del precíngulo. En *Asmithwoodwardia subtrigona* la crista postmetaconular no está presente claramente en todos los materiales estudiados, siendo muy frecuente en los materiales provenientes de la localidad de Paso del Sapo. La crista preparaconular se diferencia de lo observado en otros taxones por su proyección en dirección más labial, en una dirección entre el parastilo y el paracono, más próxima a la cara mesial de este último.

El conjunto de los caracteres mencionados ha determinado que, a diferencia de Muizon y Cifelli (2000), se reconozcan una mayor cantidad de estados para las cristas conulares externas y la codificación de taxones polimórficos para este carácter.

33. Desarrollo de la crista postmetaconular en relación al postcíngulo: (0) crista contacta al postcíngulo en dirección labial; (1) crista contactando al postcíngulo a través del contacto con el metastilo o la porción distal del metacono; (2) crista muy reducida o ausente.

Ver comentario carácter 32.

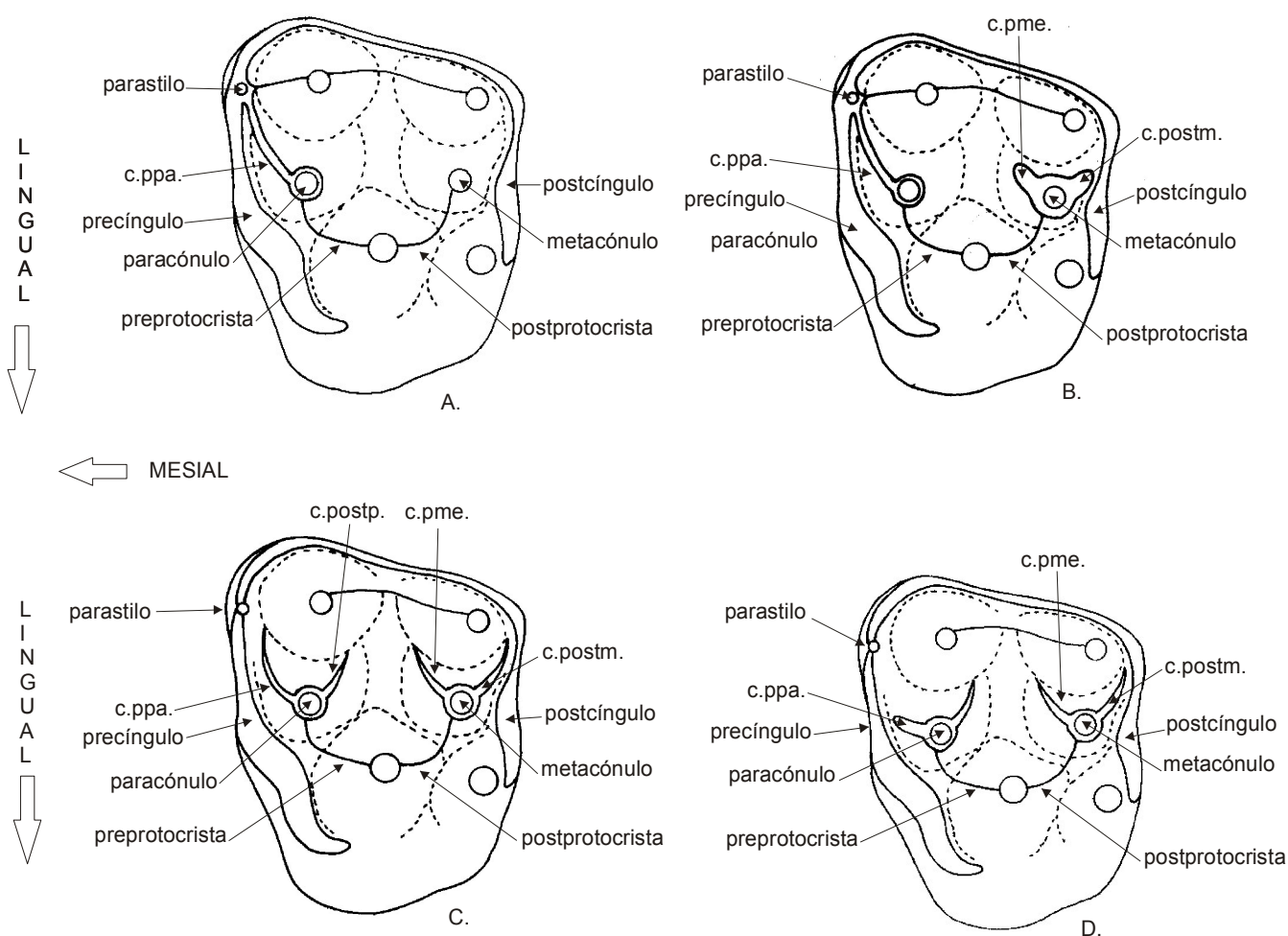


Figura 4.c.VII. Desarrollo de las cristas conulares. A. Crista preparaconular (c.ppa.) contactando al parastilo independientemente del precíngulo. Sin cristas conulares asociadas al metacónulo **B.** Crista premetaconular (c.pme.) presente y crista postmetaconular (c.postm.) proyectada hacia el postcíngulo en dirección labial. **C.** crista preparaconular y crista postparaconular (c. postp.) contactando la base lingual del paracono; crista premetaconular y postmetaconular contactando la base lingual del metacono. **D.** crista preparaconular independiente del precíngulo.

34. Parastilo en el M1 y M2: (0) separado del estilocono; (1) fusionado al estilocono formando una estructura grande y bien desarrollada; (2) fusionado al estilocono pero reducido o ausente.

Este carácter fue discutido en detalle por Muizon y Cifelli (2000) quienes consideraron que el parastilo de los “condilartros” es el producto de la unión de al menos dos cúspides, y probablemente tres. Argumentan que los euterios basales tales como *Prokennalestes*, así como en los “Zhelestidae”, la zona mesiolingual que conforma el lóbulo parastilar se conforma de una cúspide de ubicación labial a mesiolabial al paracono, el estilocono (1); una mesial al paracono, el parastilo (2) y finalmente una lingual al parastilo, el preparastilo (3). Entre los materiales estudiados, se ha observado que en los más tempranos “condilartros” el preparastilo no está comúnmente presente, mientras que el parastilo y el estilocono aparecen próximos (*Protoungulatum*) o incluso prácticamente fusionados (*Oxyprimus*, *Mimatuta*, *Maiorana*). En este sentido, la morfología de un ejemplar de *Molinodus suarezi* (MHNC 82880), con cúspides que topográficamente se relacionarían con el estilocono y preparastilo, estarían apoyando la homología del parastilo de la gran mayoría de los “condilartros” con al menos dos cúspides mencionadas.

Soria (1988a) también consideró esta cúspide, pero contextualizada en la evolución de los ungulados sudamericanos. Argumentó que el parastilo aparece en los Didolodontidae con posterioridad o al mismo momento que el mesostilo, y nunca es mayor que éste, por lo que ningún Didolodontidae debería estar caracterizado por el desarrollo único del parastilo. Este argumento se fundamentaba en el reconocimiento de dos linajes informalmente reconocidos el “grupo *Didolodus*”, incluyendo los géneros *Didolodus*, *Lamegoia*, *Paulogervasia* y *Proectocion*; y el “grupo *Ernestokokenia*” incluyendo los géneros *Ernestokokenia*, *Asmithwoodwardia* y *Megadolodus*, (McKenna, 1956; Soria, 1982; Soria y Hoffstetter, 1983). En el primer grupo se observaría el desarrollo del protostilo y el metastilo, mientras que el parastilo permanece incipiente; en contraste, en el otro grupo se observa un patrón más primitivo, con el desarrollo de seis cúspides principales y sin cúspides estilares (Soria, 1988a). Pero las relaciones filogenéticas entre los Didolodontidae planteadas por Cifelli (1983a, 1993) consideran que estos grupos son artificiales, y además los géneros *Asmithwoodwardia* y *Megadolodus* son Litopterna (Cifelli, 1983a; Cifelli y Villarroel, 1997, respectivamente), y nada parece sustentar la correspondencia entre la aparición del mesostilo y el parastilo. La presencia de un parastilo no acompañado

del desarrollo de mesostilo parece ser un carácter exclusivo de los más tempranos Didolodontidae, *Raulvaccia* y *Escribania* (Bonaparte *et al.*, 1993; Gelfo, 1999; 2004a), solo comparable con *Paulacoutoia protocenica*. El mesostilo también está ausente en *Lamegoia conodonta*, pero el parastilo no es tan grande como en las formas precedentes. Esto parece ser congruente con la interpretación filogenética que postula a los Mioclaenidae Kollpaniinae como el grupo basal de los Didolodontidae y Litopterna (Muizon y Cifelli, 2000), debido a la presencia de parastilo más o menos prominente en *Molinodus suarezi*.

Las diferencias en el desarrollo del parastilo entre el M1-2 y el M3 fueron consideradas por Muizon y Cifelli (2000), quienes observaron un mayor desarrollo del parastilo en el último molar entre los Arctocyonidae, Periptychidae, Hyopsodontidae y en los Mioclaenidae *Litaletes* y *Valenia*. Por otro lado, observaron un parastilo de menor tamaño en el M3 respecto al M2, en *Promioclaenus acolytus*, *Mioclaenus*, *Protolipterna* y *Miguelsoria*. Sin embargo, no se han incorporado dichas observaciones en un análisis filogenético, y solo se han considerando los estados de carácter en relación al grado de fusión del estilocono y el parastilo (Muizon y Cifelli, 2000; Gelfo, 2004a). En el presente análisis se ha intentado reflejar no sólo la relación con el estilocono sino también las diferencias entre los dos primeros molares y el M3.

35. Parastilo en el M3: (0) separado del estilocono; (1) fusionado al estilocono formando una estructura grande y bien desarrollada; (2) fusionado al estilocono pero reducido o ausente.

Ver comentario carácter 34.

36. Dirección de la preparacrista en el M1 y M2: (0) proyectada labialmente; (1) proyectada mesialmente; (2) proyectada lingualmente. (Figura 4.c.VIII.)

Tanto este carácter como la dirección de la postmetacrista, no han sido considerados en trabajos precedentes de didolodóntidos. La preparacrista muestra tres direcciones vinculadas con la posición del parastilo o con la intersección del precíngulo, según los casos. Es probable que la orientación labial de esta crista responda al patrón primitivo si se considera la dirección de la preparacrista en

Bubogonia y *Valenia*, así como en otros Mioclaenidae estudiados, tales como *Litaletes* (calco MLP de AMNH 35885), *Choeroclaenus* y *Protoselene* (calco MLP de AMNH 101654). En la mayor parte de los Kollpaniinae, la dirección de las crestas es mesiodistal, si bien es posible observar cierta variabilidad en *Molinodus suarezi* (MHNC 1247, 8082; YPFB Pal 6118), donde en la unión con el parastilo la preparacrista se proyecta levemente hacia el sector labial (Muizon y Cifelli, 2000). De todos modos, la ausencia de cristas asociadas al paracono y al metacono se observa ya en otros Kollpaniinae como *Pucanodus gagnieri*. En los Didolodontidae cierta variación es reconocible en la dirección lingual de la preparacrista desde el paracono. *Ernestokokenia nitida* presenta una orientación mesial de la recta preparacrista o sólo levemente lingual. Este carácter fue ingresado como polimórfico en este taxón. En el resto de las formas, la preparacrista tiende a ser recta y mesial, salvo en *Didolodus* sp. nov. y en *Paulacoutoia protocenica*, en los cuales la preparacrista se proyecta brevemente hacia el sector lingual hasta contactar al reducido parastilo o al precíngulo. En el caso particular de estos taxones, la postmetacrista también muestra una dirección lingual.

Algo similar ocurre con las direcciones de la postmetacrista, pudiendo ésta tomar una dirección lingual, distal, labial o estar ausente. Entre los Didolodontidae es más común la ausencia o reducción de la postmetacrista, como ocurre en *Lamegoia conodonta* y en *Escribania chubutensis*.

37. Dirección de la postmetacrista en el M1 y M2: (0) proyectada labialmente; (1) proyectada distalmente; (2) proyectada lingualmente; (3) ausente

Ver comentario carácter 36.

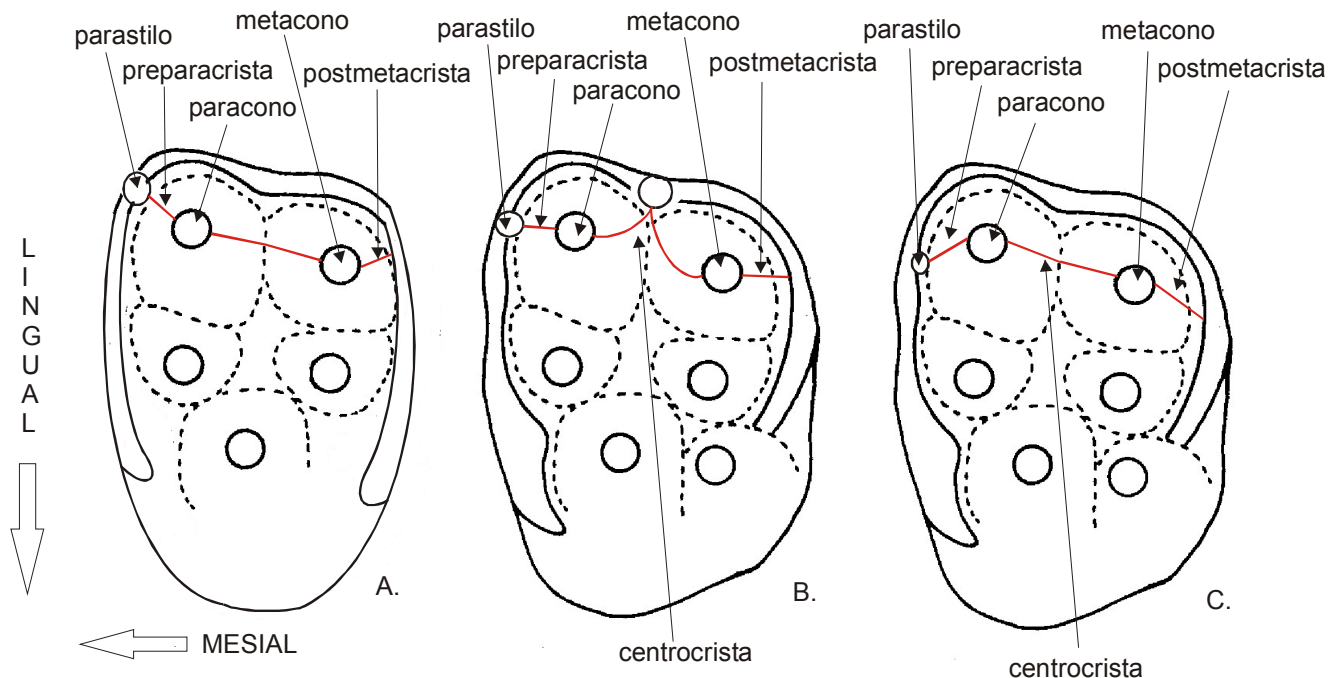


Figura 4.c.VIII. Ejemplificación de las direcciones de la preparacrista, postmetacrista y centrocrista. **A.:** con las cristas proyectadas labialmente y la centrocrista recta. **B.:** Preparacrista proyectada mesialmente, postmetacrista en dirección distal y centrocrista labial en contacto con el mesostilo. **C.:** Cristas de proyección lingual y centrocrista recta.

38. Centrocrista: (0) recta (1) proyectada labialmente.

La centrocrista tiene una dirección más o menos mesiodistal en los “ungulados” bunodontes desprovistos de mesostilo, y conforman un “V” con un profundo vértice en vista labial. En aquellas formas con mesostilo la centrocrista es más robusta y se proyecta generalmente al sector labial, como ocurre en *Protoselene opisthacus* (calco MLP de AMNH 101654), donde la postparacrista y la premetacrista no parecen contactarse entre si directamente sino que ambas se unen al mesostilo. En el M3, si bien las postparacrista y premetacrista se proyectan labialmente, éstas tienen un punto de contacto desde donde se proyecta una breve cresta labial al mesostilo. En *Mioclaenus turgidus* (calco MLP de AMNH 3135), donde las cúspides son en general más bulbosas y de mayor volumen, la postparacrista y la premetacrista son más cortas y robustas y con una componente labial muy pronunciada hacia el mesostilo. Entre las formas sudamericanas como *Didolodus multicuspis*, la premetacrista es más corta que la postparacrista debido a la ubicación más distal del mesostilo, más próximo al metacono que en el caso de los Mioclaenidae.

39. Mesostilo: (0) ausente, (1) pequeño (2) grande

El mesostilo ha sido utilizado frecuentemente en la sistemática tanto de los Didolodontidae con de otros “ungulados”. El mesostilo no se encuentra presente en los “Kollpaniinae” ni en la mayor parte de los taxones más tempranos considerados como por ejemplo *Protoungulatum*. Sin embargo, en el M2 de *Molinodus suarezi* y *Simoclaenus sylvaticus* la presencia de una protuberancia sobre el margen labial fue interpretada como un incipiente desarrollo del mismo (Muizon y Cifelli, 2000). Pequeñas cúspides se registran también sobre la centrocrista de otros taxones tal el caso de el M3 de *Paulacoutoia protocenica*, MN-1462V. Entre los Mioclaeninae esta cúspide se observa por ejemplo en *Protoselene* y *Mioclaenus*. En *Pascualodus*, *Asmithwoodwardia* y *Ernestokokenia*, comúnmente aparecen pequeñas cúspides asociadas al cíngulo labial, e incluso en la ubicación topográfica del mesostilo (Gelfo, 2004a). También el mesostilo se encuentra ausente en *Escribania chubutensis*; sin embargo, en MLP 90-II-12-68 presenta una pequeña protuberancia más próxima al paracono, vinculada al cíngulo labial. Pero en este caso no existen proyecciones labiales de la centrocrista, como en aquellas formas donde un verdadero mesostilo se encuentra desarrollado, tal como se observa en *Didolodus multicuspis*. Una proyección labial de la postparacrista y de la premetacrista también se observa en *Protoselene opisthacus*, donde la centrocrista forma en vista oclusal, una “V” cuyo vértice apunta al mesostilo. Lo mismo se observa en *Mioclaenus turgidus*, pero con un vértice más redondeado. Si la hipótesis de Muizon y Cifelli (2000) en cuanto al origen del mesostilo y su estado incipiente en *Molinodus* es correcta debería esperarse en un paso posterior la proyección independiente de la centrocrista a fin de alcanzar al mesostilo. Pero podría plantearse un origen distinto de esta cúspide a partir del desarrollo de una cúspide sobre la centrocrista, con independencia del cíngulo labial y su ubicación más labial (Gelfo, 2004a). Esta especulación parece tener sustento en un material referido a *Asmithwoodwardia* (LIEB PV 1627), donde la postparacrista y la premetacrista se proyectan levemente hacia el sector labial hasta una pequeña cúspide. Además, podría especularse que la interrupción del cíngulo labial en *Didolodus* a la altura del mesostilo, indicaría que esta cúspide no se ha

originado del mencionado cíngulo. Para la morfología de los molares superiores de *Hyopsodus* Thenius (1989), identificó un mesostilo formado por una pequeña cúspide a partir de la centrocrista. En síntesis, parece probable que lo que usualmente se ha denominado mesostilo desde una perspectiva topográfica, se haya originado independientemente en distintos grupos y a partir de distintas estructuras, tal como ocurre con el hipocono. Para el presente trabajo se utiliza la denominación de mesostilo solo en el caso de que exista relación directa entre la cúspide lingual y la centrocrista.

El tamaño del mesostilo en relación a otras cúspides labiales, tales como el paracono y el metacono, también representa un aspecto a tener en cuenta. En *Ernestokokenia nitida* (= tipo de *Enneoconus parvidens*, MACN 10726) y en *Paulogervaisia inusta* (= tipo de *Lambdaconus mamma* = *Paulogervaisia mamma*, MACN A 10719), el mesostilo corresponde a una cúspide de pequeño tamaño, contrastando con el importante desarrollo de la misma en otras formas tales como *Didolodus multicuspis* (MACN 10690). En el resto de los taxones analizados no se observa la presencia de mesostilo, si bien en muchos casos, como se explicó anteriormente, la presencia de cúspides labiales topográficamente homologables al mesostilo plantean interrogantes.

40. Desarrollo del protocono: (0) sin expansión mesiodistal ni ensanchamiento de su base; (1) mesiodistalmente expandido o con tendencia a la duplicación; (2) ápice no expandido en vista oclusal pero con una base amplia y ancha.

La expansión transversal del protocono (Cifelli, 1993; Salles, 1996) varía entre los Kollpaniinae y otros ungulados sudamericanos. Los primeros presentan comúnmente un protocono con tendencia a la duplicación, alargado mesiodistalmente en las proximidades del ápice, mientras que por ejemplo en los Didolodontidae el protocono no se encuentra expandido en vista oclusal, pero presenta una base robusta y grande que ocupa la casi totalidad del margen lingual del diente. Las consideraciones realizadas en el tratamiento del hipocono permiten validar la independencia de estos caracteres en lo referido a la duplicación o expansión del protocono y la presencia de hipocono. Como se discutió oportunamente el hipocono

de los “condilartros” parece estar vinculado al postcúngulo en su origen; el protocono por el contrario, al precúngulo. De este modo, la tendencia en la duplicación del protocono de los Kollpaniinae no formaría una cúspide homóloga a la denominada como hipocono en los Didolodontidae.

Entre otros caracteres considerados con valor sistemático para el protocono, se encuentra la fuerte inclinación lingual de esta cúspide, que ha sido considerada como un rasgo distintivo de tempranos Arctocyonidae (Archibald *et al.*, 1983a, b; Luo, 1991). Sin embargo, este rasgo no parece sumamente útil para discriminar entre los Didolodontidae y grupos afines, debido a que en la gran mayoría de estas formas no parece existir una importante inclinación lingual del protocono, como se observa en el M2 de *Protoungulatum donnae*.

El desarrollo de la pre y postprotocrista es, por lo general, similar en las distintas formas analizadas. Ambas cristas contactan el paracónulo y metacónulo, respectivamente, como extensiones del protocono. En cualquier caso su desarrollo se encuentra vinculado con la posición de los cónulos respecto del margen labial del protocono ya considerado en el carácter 29. En formas con hipocono desarrollado se observa, en algunos casos, una entocrista que une esta cúspide con el protocono. Este carácter no se ha incluido en el presente estudio, pero se destaca que podría presentar algún valor sistemático en análisis futuros si se considera una mayor diversidad de taxones del Paleógeno de América del Sur.

4.d. Caracteres de los premolares inferiores

Los caracteres provenientes de los premolares inferiores no han sido predominantes en los estudios filogenéticos de distintas familias de “condilartros”. Cuando han sido utilizados se han restringido al desarrollo del metacónido y del paracónido en el p4, su grado de separación respecto del protocónido, y la morfología del talónido del p4 (Luo, 1991; Muizon y Cifelli, 2000). Parte del sesgo en su utilización se vincula con las restricciones impuestas al intentar polarizar los caracteres *a priori*. En efecto, en muchos casos los p4 de los taxones del Cretácico y del Paleoceno seleccionados mostraban una distribución alternativa de paracónidos y metacónidos grandes y pequeños, lo que dificultaba la discriminación de estados

plesiomórficos y apomórficos (Luo, 1991). Por este motivo, diversos autores incorporaron criterios suplementarios como el “*complejo forma-función*” para la polarización de los caracteres (Novacek, 1980 en: Luo, 1991; Stevens, 1980). En el presente análisis, como se aclaró con anterioridad, debido considerarse los caracteres como no ordenados se han salvado estos problemas.

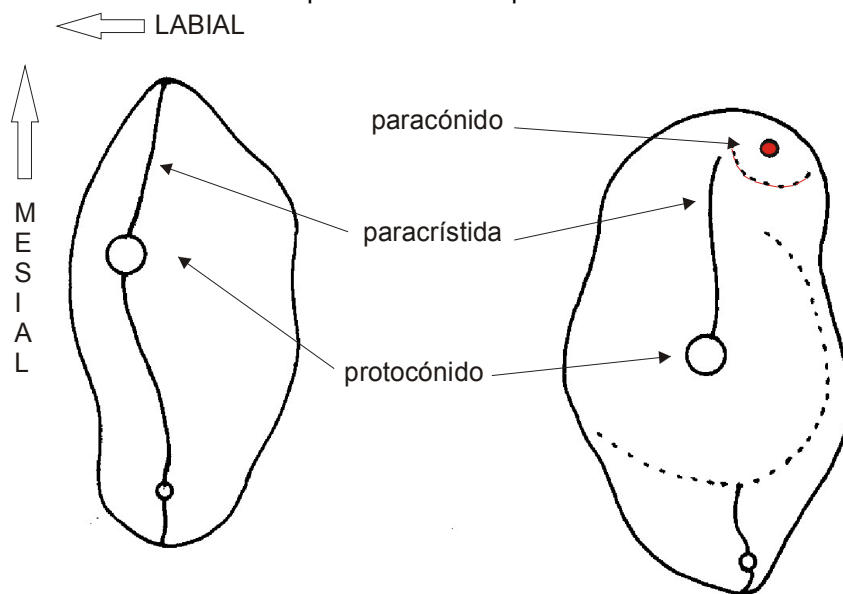
Muizon y Cifelli (2000) llamaron la atención respecto de las dificultades en la interpretación de la morfología de los premolares en los Mioclaenidae, Periptychidae, Didolodontidae y Litopterna, considerando solo caracteres del p4 en su análisis filogenético. En líneas generales, los dos primeros premolares de los “condilartros” pueden caracterizarse por ser unicuspidados y con una tendencia a desarrollar pre y postparacrístas fuertes que brindan al diente un aspecto lanceolado. El p1 en particular corresponde, en estos casos al único premolar unirradicado. El grado de molarización aumenta en el p3, pero por sobre todo en el p4, con trigónidos desarrollados, ensanchados y achatados distalmente, donde es común reconocer por lo general un paracónido y un metacónido de mayor tamaño, ubicado lingual o distolingual al protocónido. Además, se produce un marcado ensanchamiento y alargamiento de la superficie del talónido, y en algunos casos la formación de un incipiente cuenca tal como se observa en *Asmithwoodwardia subtrigona* (LIEB-PV 1614).

Las características comunes observadas entre los p3-4 en las distintas familias de “condilartros” son de difícil interpretación y probablemente debidas en muchos casos a convergencias. En efecto Muizon y Cifelli (2000), si bien compararon en detalle la morfología de p3-4 para gran número de “condilartros”, no pudieron establecer un patrón inteligible para las similitudes entre algunos Hyopsodontidae y Mioclaenidae, tales como el achatamiento distal del trigónido y el alargamiento mesiodistal del trigónido. Incluso puede observarse una variabilidad importante entre los p4 de los Arctocyonidae basales (Archibald, 1982; 1998; Luo, 1991). En el presente análisis, los caracteres que parecen ser más útiles e informativos se vinculan con el hinchamiento general del premolar, el grado de desarrollo del paracónido y metacónido, y su posición respecto del protocónido; así como el desarrollo del talónido.

41. Características del p3: (0) paracrístida terminada en un pequeño pero conspicuo paracónido; (1) paracrístida cortante sin paracónido. (Figura 4.d.I.)

Un carácter no utilizado anteriormente en el análisis de los Didolodontidae lo constituye el desarrollo de la paracrístida en el p3, y la presencia o ausencia de paracónido. En los Kollpaniinae, donde el tercer premolar es conocido, la paracrístida desciende desde un protocónido, de base bulbosa que conforma la cúspide principal del diente, y termina en un pequeño pero conspicuo paracónido. En el resto de las formas estudiadas, tales como *Didolodus multicuspis*, "*Asmithwoodwardia*" *scotti*, *Miguelsoria parayirunhor* y *Protolipterna ellipsodontoides*, la paracrístida se proyecta mesialmente pero nunca termina en un paracónido como en los Kollpaniinae. Si bien la ausencia de paracónido y la morfología de la paracrístida podrían vincularse con una estructura cortante, esto queda atemperado por el inflamamiento de los p3.

Figura 4.d.I.: A la izquierda desarrollo de paracrístida, y a la derecha desarrollo del paracónido en el p3



42. Precingúlido en el p4: (0) reducido o ausente; (1) bien desarrollado.

Un carácter no considerado previamente lo constituye la presencia del precingúlido en el p4. Con la excepción de *Asmithwoodwardia subtrigona*, donde el precingúlido se encuentra marcadamente reducido y solo se observa brevemente sobre el sector mesiolabial, en los Didolodontidae y Litopterna analizados esta estructura está presente. Entre los Kollpaniinae, *Tiucclaenus cotasi*, *Tiucclaenus minutus* y *Pucanodus gagnieri* carecen de cingúlido, que sí está presente en *Molinodus suarezi* y *Simoclaenus sylvaticus*.

43. Tamaño del metacónido del p4: (0) de pequeño a mediano tamaño; (1) grande y comparable al protocónido.

El patrón de distribución del metacónido fue considerado como altamente homoplásico y tendiente en los “condilartros”, a un aumento de tamaño, por un lado, y a ubicarse en una posición lingual al protocono (Muizon y Cifelli, 2000). No obstante las restricciones en la interpretación de esta misma, se ha intentado discriminar por el grado de desarrollo y la posición de la cúspide. El metacónido parece estar ausente en *Promioclaenus lemuroides* (calcotipo MLP de AMNH 2421); sin embargo, se ha argumentado que el metacónido puede estar enmascarado en muchos casos por el importante hinchamiento del premolar (Muizon y Cifelli, 2000). En ciertos taxones esta cúspide se ubica distolingual respecto al protocónido, siendo de pequeño tamaño en *Promioclaenus acolytus* (calco MLP de AMNH 35778), algo mayor en *Pucanodus gagnieri* (MHNC 1230), y casi tan grande como el protocónido en “*Asmithwoodwardia scotti*” (MCT 358). Por otro lado, puede tener una posición marcadamente más lingual al protocónido, observándose claramente en estos casos la tendencia al achatamiento del trigónido. Entre los Kollpaniinae, tales como *Tiucclaenus minutus* (YPFB Pal 6115), un pequeño metacónido ocupa esta posición. Mientras que en *Molinodus suarezi* (MHNC 1244) y *Simoclaenus sylvaticus* (MHNC 8332) presentan un metacónido de tamaño comparable al protocónido.

En otras formas estudiadas, como en *Miguelsoria parayirunhor* (MCT 330M), el metacónido, de tamaño considerable, está levemente desplazado distalmente respecto al protocónido, pero se encuentra alineado mesiodistalmente con el paracónido y contacta su cara distal.

El hinchamiento general de los p4s se manifiesta, en la gran mayoría de los casos, por un aumento del volumen de la base del protocono. Esto se observa en casos extremos acompañado de hipertrofia de toda la pieza dentaria que resulta mayor que el m1, por ejemplo, entre los Periptychidae en *Periptychus* (calco MLP 7-85) y entre los Didolodontidae en *Lamegoia conodonta*, donde además el p4 se encuentra altamente molarizado.

44. Ubicación del metacónido del p4: (0) distolingual al protocónido; (1) lingual al protocónido.

Ver comentario carácter 43.

45. Tamaño del paracónido del p4: (0) pequeña protuberancia de la paracrístida; (1) grande y bien desarrollado.

El paracónido del p4 aparece en tempranos Mioclaenidae como *Promioclaenus acolytus* (calco MLP = *P. aquilones* de AMNH 35778), ubicado levemente antero-lingual al protocónido y unido al ápice del protocónido por una fuerte paracrístida recta. En la mayoría de los materiales examinados, el paracónido siempre es de menor tamaño que el metacónido, e incluso puede observarse altamente integrada a la paracrístida y difícilmente reconocerse por un leve abultamiento de la misma (*Molinodus suarezi* MHNC 1244). En *Pucanodus gagnieri* (MHNC 1230) no existe paracrístida, el protocónido termina mesialmente en una cara mas o menos vertical, y en la base, algo desplazado lingualmente se ubica un fuerte y diferenciado paracónido, pero claramente menor al metacónido en vista lingual. En otros taxones, la posición del paracónido no es tan basal y mesial al metacónido y se observa además un breve precingúlido ("*Asmithwoodwardia*" *scotti* MCT 358). En el caso particular de *Protolipterna ellipsodontoides* no existe paracónido sino una paracrístida mesial y crescentiforme. Además, Cifelli (1983a) había considerado en la diagnosis de esta especie, la ausencia de paracónido y metacónido en el p4, probablemente influenciado por el desgaste de este diente en el material tipo descripto. En tal sentido, el fragmento mandibular derecho con p4-m3 (MCT 3283) presenta un p4 donde el protocónido constituye la única cúspide, con un leve desgaste sobre su ápice. Sin

embargo, Muizon y Cifelli (2000) destacan el metacónido del p4 en un espécimen (DGM 1392). El estudio de las colecciones depositadas en MCT de Río de Janeiro ha permitido considerar la presencia de esta cúspide. En la mayoría de los premolares conservados, el grado de desgaste es pronunciado y no se observa metacónido ni paracónido, pero MCT 1308 es un buen ejemplo donde el metacónido es visible ya que el desgaste aun no ha unificado en una única superficie al protocónido y al metacónido del p4. En este caso se observa el metacónido de posición lingual al protocónido, y no marcadamente distolingual como en los p4 de otros ungulados bunodontes.

46. Desarrollo del talónido del p4: (0) con hipocónido formando una cresta labiolingual, sin cuenca y crístida oblicua ausente o incipiente; (1) con hipocónido formando una cresta labiolingual, y crístida oblicua más o menos recta mesiodistalmente dividiendo el talónido; (2) cuenca del talónido bien desarrollada y abierta lingualmente.

Al igual que muchas otras estructuras dentales, el desarrollo del talónido en el p4 parece haber ocurrido independientemente en distintas familias de “condilartros”. El primitivo talónido del p4 probablemente consistía de una única cúspide en forma de hoja cortante que acompañaba en esos casos el desarrollo del protocónido (Luo, 1991). En efecto, en *Protoungulatum donnae* y *Oxyprimus eriksoni* el talónido es unicuspidado y con el margen distal de dicha cúspide convexa (Luo, 1991: figura 2, p. 456). Esta condición es similar a la observada en *Pucanodus gagnieri* (MHNC 1230) y en *Tiucclaenus minutus* (YPFB Pal 6115), donde el hipocónido se ubica prácticamente mesial. En *Mimatuta morgoth*, sin embargo, el talónido presenta dos cúspides unidas por una cresta en dirección labiolingual (Luo, 1991). En *Molinodus suarezi* (MHNC 1244) y *Simoclaenus sylvaticus* (MHNC 8332) se observa un reborde distal del talónido paralelo a la pared vertical del trigónido, que podría corresponder a dos cúspides paralelas unidas por una cresta. En otras formas se diferencian, en el talónido, no sólo un hipocónido y una segunda cúspide labial, sino también una conspicua crístida oblicua.

Entre los Didolodontidae, *Didolodus multicuspis* (p4 del lote MACN 10736) presenta en el p4 una crístida oblicua que se proyecta desde el hipoconúlido hacia una posición mesial en la parte distal del trigónido, entre el protocónido y el metacónido. De este modo, el talónido queda dividido en una porción labial y otra lingual. En *Asmithwoodwardia subtrigona* el talónido del p4 presenta un alto grado de molarización, siendo en rasgos generales comparable con el del m1. El hipocónido es la mayor de las cúspides del talónido y proyecta una crístida oblicua que enmarca una fuerte cuenca del talónido. El hipoconúlido, algo menor que el entocónido y levemente más distal, se ubica más próximo al hipocónido. Este talónido parece ser más complejo que el presente en "*Asmithwoodwardia*" *scotti*, que presenta un talónido molarizado pero sin entocónido y, por lo tanto, menos definido en su contorno lingual.

4.e. Caracteres de los molares inferiores:

Tal como se explicó anteriormente, los m1 y m2 presentan una correspondencia morfológica muy importante. Sin embargo, el m3 suele presentar el mayor grado de variabilidad. Como se indicó anteriormente, debido al incompleto registro fósil de algunos taxones, y con la finalidad de evitar generalizaciones de un carácter para todos los molares -por ejemplo al estar comparando un m1 con un m3- muchos caracteres se ha considerado por separado en los dos primeros molares, por un lado, y en el último molar por otro.

El hipoconúlido entre los "condilartros" tiende a ubicarse como la cúspide más distal del talónido, rasgo acentuado en el m3, en donde suele conformar todo el sector distal del diente. Luo (1991) consideró de relevancia el grado de inclinación en el hipoconúlido del m3 siendo procumbente en *Protoungulatum donnae* y *Mimatuta morgoth* y vertical en *Oxyprimus eriksoni*. Este carácter ha resultado de difícil visualización y diferenciación entre los materiales estudiados, ya que muchas veces la inclinación del hipoconúlido en el m3 no es independiente del grado de inclinación general del diente.

También se ha utilizado en trabajos previos la relación entre el hipoconúlido en el m3 y el m2, siendo más voluminoso el primero en *Protoungulatum*, *Oxyprimus*,

Baioconodon, *Mimatuta* y *Promioclaenus* (Muizon y Cifelli, 2000). Sin embargo esta medida solo es útil para discriminar a los “Zhelestidae” de los Ungulatomorpha, por lo cual no se incluye en el presente análisis.

47. Medida relativa del m1-2: (0) trigónido más ancho; (1) igual o prácticamente igual al talónido; (2) trigónido marcadamente más angosto que el talónido.

Este carácter, como el siguiente, han sido usualmente descriptos en detalle en trabajos precedentes pero no codificados como caracteres en análisis filogenéticos. El primer y segundo molar son, por lo general similares en la disposición y relaciones de las cúspides. En particular entre los Kollpaniinae, el trigónido tiende a ser más ancho que el talónido. Esta relación se observa por ejemplo para el promedio de las medidas tomadas (Muizon y Cifelli, 2000) para los molares de *Molinodus suarezi*, *Tiucclaenus minutus* y *Simoclaenus sylvaticus*. Por otra lado, los m1 de *Tiucclaenus cotasi*, *Tiucclaenus robustus*, y *Pucanodus gagnieri* presentan talónidos levemente más anchos que el trigónido. Pero el talónido en los m2-3 sigue siendo más angosto que el trigónido. Entre los Didolodontidae se registra un incremento en el ancho del talónido respecto del trigónido, en particular para el m1-2 de *Didolodus multicuspis* (MACN 10689).

48. Talónido del m3: (0) corto, similar al largo del trigónido; (1) alargado distalmente con hipoconúlido muy desplazado distalmente.

El talónido del m3 es generalmente más angosto que el trigónido en la mayor parte de los “condilartros” estudiados, incluso cuando el talónido es más ancho que el trigónido en los molares precedentes. En el caso particular de los didolodóntidos, se observa una importante variación relacionada con el desarrollo del talónido en el último molar inferior. Sin embargo, el talónido del m3 suele ser proporcionalmente más largo que en el m1-2. Esto se observa en particular en los Didolodontidae, como por ejemplo *Escribania chubutensis* (UNPSJB PV 916), y contrasta con el escaso desarrollo del talónido del m3 en los Kollpaniinae.

49. Precingúlido en m1-2: (0) grueso y desarrollado; (1) reducido o ausente.

El desarrollo de un precingúlido basal al trigónido en los molares constituye un rasgo variable y no siempre constante entre los “condilartros”. En los Kollpaniinae se observa un fuerte precingúlido en *Molinodus*, *Simoclaenus* y *Andinodus*, mientras que es muy débil cuando se observa en *Tiucclaenus*, por ejemplo *T. cotasi* (MHNC 1254) o en el m1 de *Pucanodus gagnieri* (MHNC 1239). Los Didolodontidae y Protolipternidae conservan un precingúlido relativamente robusto, que podría responder a una especialización relacionada con la tendencia al incremento de la morfología machacadora de los molares (Muizon y Cifelli, 2000). Su desarrollo parece estar asociado en algunas formas, y en particular en el m2 y m3 con el desplazamiento distal del hipoconúlido en Didolodontidae y Protolipternidae, que tiende a contactar la cara mesial del diente subsiguiente. De este modo, el hipoconúlido en el m1 y el m2 queda montado sobre el precingúlido del m2 y m3, respectivamente (ver por ejemplo *Protolipterna ellipsodontoides* MCT 1304) dejando en muchos casos una muesca hipoconúlida basal a la paracrístida del m2 y m3. Este solapamiento se debe al orden de aparición de los dientes, lo cual puede contrastarse comparando los contactos entre molares y entre el último premolar y el primer molar. La erupción del m2 es distal a la del m1, con lo cual el precingúlido del m2 queda más basal que el hipoconúlido del m1. Lo contrario se observa en los p4 de erupción posterior a los m1. Los p4 altamente molarizados presentan un hipoconúlido desplazado distalmente (por ejemplo, en “*Asmithwoodwardia*” *scotti* y *Asmithwoodwardia subtrigona*). Esta cúspide no queda solapada sobre el precingúlido del m1, sino que se ubica a la misma altura.

El hipoconúlido, desplazado distalmente en los molares y montado sobre el precingúlido del molar subsiguiente, conforma muchas veces en los didolodóntidos un complejo funcional con el trigónido distal.

50. Precingúlido en m3: (0) grueso y desarrollado; (1) reducido o ausente.

Ver comentario carácter 49.

51. Cingúlido labial m1-2: (0) ausente; (1) desarrollado pero usualmente interrumpido en la base del hipocónido.

El desarrollo de cingúlido labial constituye en muchos casos una extensión más o menos continua según los casos del precingúlido, pero no está desarrollado comúnmente entre las formas aquí analizadas. Se encuentra bien marcado por ejemplo en el m2 de *Protolipterna ellipsodontoides* (MCT 1308), siendo más grueso en la base del protocónido y adelgazado en la base del hipocónido. A pesar de los distintos grados de reducción, siempre conforma un pequeño escalón entre el trigónido y el comienzo del talónido. También se observa un cingúlido desarrollado en el margen labial del m3 de *Raulvaccia peligrensis* (MLP 90-II-12-69). En este último, el cingúlido labial se encuentra interrumpido labial a la base del hipocónido. En el m3 de algunas formas estudiadas existe una estructura asociada al margen labial del hipoconúlido, generalmente en forma de cresta, excepcionalmente muy abreviada a modo de una pequeña cúspide. La misma descende desde el hipoconúlido pero no se asocia al hipocónido, quedando siempre distolabial a la postmetacrístida que une a la mencionada cúspide con el hipocónido. Esta estructura no se ha interpretado como un remanente del cíngulo labial, debido a su posición prácticamente vertical y su escasa continuidad. Esto se observa, por ejemplo, en algunos m3 referidos a *Miguelsoria parayirunhor* (MN 1468), *Molinodus suarezi* (YPFB 6112), *Paulacoutoia protocenica* (MN 1432), *Asmithwoodwardia scotti* (MCT 358-M). En *Ernestokokenia nitida* es algo más variable, siendo en MNHN CAS 681 una estructura más horizontal y mientras que en MACN 10735 parece incluso más corto y con aspecto de cúspide. Sin embargo es importante llamar la atención sobre esta estructura, puesto que podría corresponder al remanente de la unión entre el postcingúlido y el cingúlido labial, con la consecuente distorsión debida al tamaño y posición del hipoconúlido en el último molar.

52. Cingúlido labial m3: (0) ausente; (1) desarrollado pero usualmente interrumpido en la base del hipocónido.

Ver comentario del carácter 51.

53. Postcingúlido en el m1-2: (0) ausente; (1) desarrollado solo labialmente o muy breve lingualmente; (2) desarrollado de igual modo lingual y labial al hipoconúlido.

El postcingúlido tiene distintos grados de desarrollo y en todos los taxones estudiados se encuentra ausente en el m3, no obstante se observa una peculiar estructura en *Molinodus suarezi* (YPFB Pal 6112) en los márgenes labial y lingual más distales del hipoconúlido. Esto podría interpretarse como remanentes de dicho cingúlido. Entre los Kollpaniinae solamente existe un postcingúlido desarrollado en *Molinodus suarezi*, *Simoclaenus sylvaticus* y *Andinodus boliviensis*. En todos los Didolodontidae y Litopterna el postcingúlido presenta un tamaño de moderado a grande. Existe una diferencia en el desarrollo de esta estructura, pudiendo presentar una extensión importante hacia el sector labial o lingual desde el hipoconúlido, o quedar restringida únicamente al sector labial. En *Miguelsoria parayirunhor* el postcingúlido parece estar dividido en dos sectores. En efecto, tiene un gran desarrollo desde la porción distal del hipoconúlido hacia el sector labial del diente, pero desde el hipoconúlido a la cara distal del entocónido se extiende brevemente a modo de repisa. El postcingúlido presenta de este modo una interrupción y no tiene continuidad en todo el flanco distal de los molares, como ocurre en otros taxones tales como *Didolodus multicuspis*, *Paulacoutoia protocenica* o *Escribania chubutensis*, donde esta estructura se proyecta por todo el sector labial al lingual sin interrupciones.

54. Paracónido en el m1-2: (0) bien diferenciado y de tamaño comparable al metacónido; (1) marcadamente más pequeño que el metacónido y coalescente en su base a esta última cúspide; (2) ausente con paracrístida contactando al metacónido. (Figura 4.e.l.)

El paracónido es sin dudas la cúspide donde pueden observarse la mayor cantidad de variaciones en relación a su posición y desarrollo, no solo entre los “condilartros” sino en los “ungulados” en general. Muizon y Cifelli (2000) mencionaron para los “Zhelestidae” y, *Protoungulatum*, *Oxyprimus* y *Baiaconodon* un paracónido

grande, bien separado del metacónido y próximo al sector lingual más que al mesial. Sin embargo, esto no ha podido ser corroborado en su totalidad, ya que en *Oxyprimus ericksoni* (calcotipo MLP de UM VP 1561) el paracónido es pequeño y bajo en relación con el resto de las cúspides del trigónido. Presenta una posición mesial y está levemente proyectado mesialmente. Se encuentra separado del metacónido de modo que el trigónido está abierto en el sector lingual. Una paracrístida que conforma un ángulo prácticamente recto en el extremo mesiolabial del diente, relaciona al paracónido con el protocónido. En *Protoungulatum donnae* la posición del paracónido parece variar entre los molares, siendo labial en el m1 y más lingual en m2-3 (Luo, 1991: Table 1). En el m2 de *Protoungulatum* (calco MLP de UMVP 1456) el paracónido tiene una posición más lingual e inmediatamente mesial al metacónido, contactando distalmente la base de esta última cúspide.

Entre los Mioclaenidae se observa, por lo común, un paracónido más labial o interno que el metacónido y con una tendencia a la fusión de sus bases (Simpson, 1937; Archibald, 1998; Muizon y Cifelli, 2000). Entre los Mioclaeninae, al menos dos patrones de posicionamiento del paracónido son claramente reconocibles. *Protoselene opisthacus* (calco MLP de AMNH 101654) presenta un paracónido mesial, entre el protocónido y el metacónido. Por otro lado, en *Promioclaenus acolytus* (calco MLP de AMNH 35778), *Litaletes disjunctus* (calco MLP de AMNH 25883) y *Mioclaenus turgidus* (calcotipo MLP de AMNH 3135) el paracónido se ubica mesial al metacónido y con su base más o menos coalescente. Algo similar se observa en la ubicación lingual del paracónido de los Kollpaniinae. Pero el valle entre el protocónido y el metacónido, que en los Mioclaeninae separa el trigónido en un sector claramente lingual de uno labial a través de un surco mesiodistal (Muizon y Cifelli, 2000), no se observa con claridad en todas las formas debido a las bases más bulbosas de sus cúspides y al desplazamiento distal del metacónido. Se observa un valle más marcado en *Molinodus suarezi* (por ejemplo en YPFB Pal 6113), pero debido a la amplitud de la base del protocónido su trayecto se curva hacia el sector mesiolabial.

Entre los Didolodontidae y Protolipternidae, si bien existe una tendencia a la fusión del paracónido con el metacónido, existen formas que conservan un paracónido bien diferenciado, tales como *Escribania chubutensis* (MLP 90-II-12-63), *Raulvaccia peligrensis* (MLP 90-II-12-69), *Paulacoutoia protocenica* (MN 1431) y *Lamegoia conodonta* (MCT 1487). En los materiales referidos a *Didolodus*, el paracónido está íntimamente adosado al metacónido. En “*Asmithwoodwardia*” *scotti* no se observa, por lo común, paracónido, incluso en aquellas formas con poco desgaste (por ejemplo MCT 358). Sin embargo, cierta variación se observa en algunos restos referidos a *Asmithwoodwardia subtrigona* donde se conserva un pequeño paracónido adosado sobre la cara mesiolabial del metacónido (LIEB PV 1614 y 1615). Por tal motivo, se ha codificado como polimórfico para este taxón. En *Paulogervaisia* la ausencia de paracono indicada en la matriz ha sido inferida y no observada directamente debido al pronunciado desgaste de los molares. Debido a la reducida extensión del trigónido en comparación con otras formas, y la poca extensión distal del metacónido, resulta altamente improbable la presencia de un paracónido.

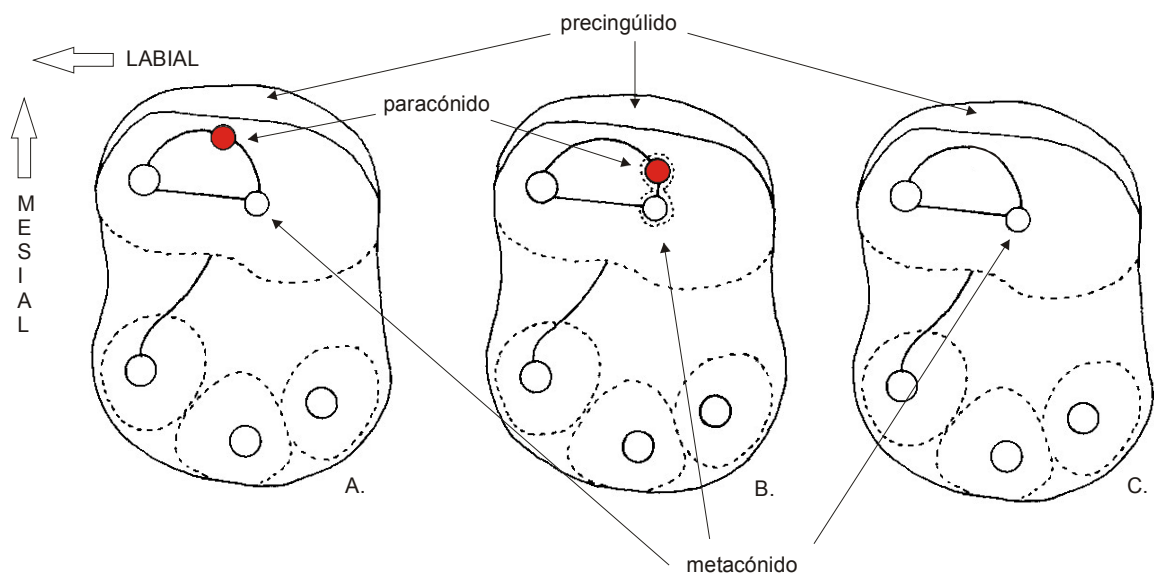


Figura 4.e.l.. Desarrollo del paracónido. **A.:** Paracónido mesiolabial al metacónido, grande y bien diferenciado. **B.:** Paracónido coalescente con el metacónido, metacrístida corta o a penas desarrollada. **C.:** Paracónido ausente.

Si bien este carácter ha sido explorado en distintos análisis filogenéticos (Cifelli, 1983a; 1993; Bonaparte *et al.*, 1993), en otros casos no ha sido utilizado debido a considerarlo altamente homoplásico y por lo tanto problemático (Muizon y Cifelli, 2000). Sin embargo, y si bien esta conclusión probablemente sea correcta, esto parte nuevamente de una consideración *a priori* de la polaridad de los caracteres, lo que elimina cuantiosa y sustancial información entre los taxones considerados, motivo por el cual se incluye en el presente análisis.

55. Paracónido en el m3: (0) bien diferenciado y de tamaño comparable al metacónido; (1) marcadamente más pequeño que el metacónido y coalescente en su base a esta última cúspide; (2) ausente con paracrístida contactando al metacónido.

Ver comentario del carácter 53.

56. Desarrollo de la paracrístida: (0) asimétrica en relación al eje mesiodistal del diente, la porción del paracónido, recta, y conformando un ángulo obtuso con la que contacta al protocónido; (1) profundamente arqueada distalmente y aproximadamente simétrica al eje mesiodistal. (Figura 4.e.II.)

Entre los más tempranos “condilartros”, la paracrístida conforma una cresta que desciende desde el ápice del protocónido en dirección mesial, y luego de un ángulo prácticamente recto se proyecta lingualmente hasta el paracónido ubicado más o menos mesial, según los casos. En los Mioclaenidae Mioclaeninae, por lo general es una estructura corta, baja y transversal en sentido labiolingual. Bonaparte *et al.* (1993) destacaron que la paracrístida de *Molinodus suarezi* es atípica entre los “condilartros” por extenderse mesiolabialmente desde el protocónido antes de curvarse lingualmente, y luego distalmente antes de alcanzar el paracónido. De este modo, la paracrístida adquiere un aspecto de arco cóncavo distalmente.

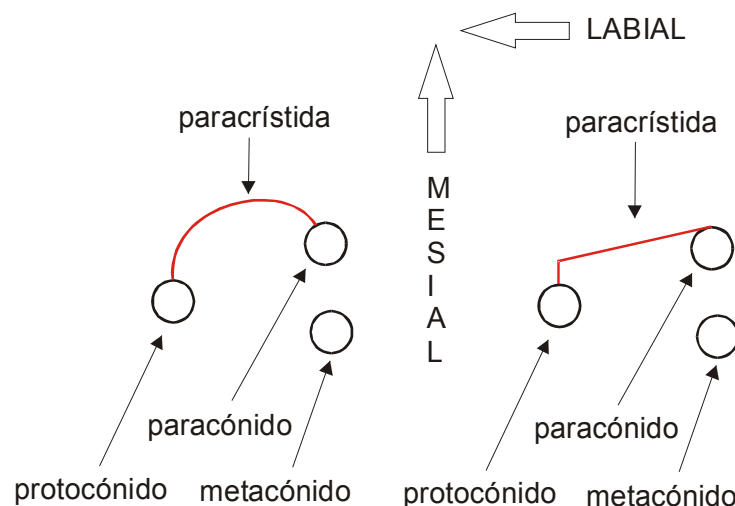


Figura 4.e.II.: Morfología de la paracrística.

Esto fue destacado por Muizon y Cifelli (2000) como una condición inusual y no presente en los taxones del hemisferio norte y consideraron una posible sinapomorfía de los “condilartros sudamericanos” y los primitivos Litopterna. Es importante destacar que si bien las paracrístidas mencionadas son, en efecto, cóncavas distalmente, existe cierta diferencia entre *Molinodus* donde la paracrística tiende a formar un ángulo mesial, y otras formas en donde la misma describe en su trayecto un arco sin ningún tipo de arista, como por ejemplo en “*Asmithwoodwardia*” *scotti*. Además, en el marco de un análisis filogenético de mayor amplitud, este carácter debería ponderarse en razón de Litopterna más modernos tales como *Diadiaphorus majusculus* Ameghino, 1887, donde la ausencia de paracónido y la conformación de un neoparalófidio (*sensu* Soria, 2001) implicaría revalorizar y ampliar las discusiones en cuanto a las homologías entre estas estructuras.

En ciertos ejemplares, la paracrística presenta en determinados puntos de su trayectoria una pequeña cúspide, tal como se discute en la sección 2.c. Nomenclatura de Materiales. Esto se observa en el m2 de *Escribania chubutensis* (UNPSJB PV 916) donde la paracrística cambia de dirección y se proyecta lingualmente (Boanaparte *et al.*, 1993) pero no está presente en todos los materiales referibles a este taxón, encontrándose ausente además en el m3 de los materiales conocidos. En algunos ejemplares de *Didolodus multicuspis* con poco desgaste, tal como ya destacara Simpson (1948) (e.g.: AMNH 109618 correspondiente a un fragmento mandibular

derecho con m1-2), la cúspide sobre la paracrístida sólo es visible en el m2 y se ubica mesiolingual al protocónido. Este carácter no ha sido incorporado debido a la dificultad para establecer sus homologías, pero es posible que nuevos materiales permitan confirmar su valor sistemático.

57. Posición del metacónido: (0) levemente distal al protocónido; (1) marcadamente distal al protocónido.

En *Protoungulatum* el metacónido es más voluminoso que el paracónido y algo menor que el protocónido. La diferencia de altura entre el trigónido y el talónido, así como el escaso desarrollo distal de la base del metacónido y del protocónido, determinan que el "postvallid" conforme un plano más o menos vertical o levemente inclinado hacia la cuenca del talónido. Entre los Mioclaenidae se observa un incremento de la posición más distal del metacónido respecto al protocónido. Esto también se observa entre los Didolodontidae y Litopterna, y de igual modo en otras familias de "condilartros" del Hemisferio Norte, como entre los Periptychidae *Periptychus carinides* (calco MLP de UCMP 30006) o los Phenacodontidae *Ectocion osbornianus* (calco MLP de AMNH 16049).

58. Margen distal del metacónido en m1 y m2: (0) plano o levemente bulbosa, no hay invasión del talónido; (1) bulbosa e invadiendo el talónido. (Figura 4.e.III.)

Una característica destacada por Muizon y Cifelli (2000) que reviste especial importancia tiene que ver con la cara distal del metacónido en los Kollpaniinae. A diferencia de los Mioclaeninae, ésta se encuentra hinchada y expandida distalmente invadiendo la cuenca del talónido. Esta característica está moderadamente desarrollada en *Molinodus suarezi*, las especies referidas a *Tiuclaenus* y en *Pucanodus gagnieri*, pero fuertemente acentuada en las formas de mayor tamaño como *Simoclaenus* y *Andinodus*. Los más tempranos Didolodontidae, *Escribania* y *Raulvaccia*, también presentan esta expansión de la cara distal del metacónido pero esto no oblitera la cuenca del talónido del mismo modo que en los Kollpaniinae. Este carácter parece ser algo variable, ya que el m2 de *Didolodus multicuspis* (AMNH 28475) presenta un metacónido expandido sobre el talónido, si bien en este material

está exagerado por el desgaste. Este carácter revistió particular importancia en la justificación de incluir a *Escribania chubutensis*, conjuntamente con los Mioclaenidae de Tiupampa, en la subfamilia Kollpaniinae (Bonaparte *et al.*, 1993; Muizon y Cifelli, 2000). En *Escribania chubutensis* la expansión distal del metacónido es, sin embargo, más marcada en el m2 que en el m3, cuyo "postvallid" es mucho más vertical. El descubrimiento de la dentición superior de *Escribania* aportó caracteres sustanciales que permitieron reubicar a *Escribania chubutensis* entre los Didolodontidae (Gelfo, 1999; Gelfo 2004a)

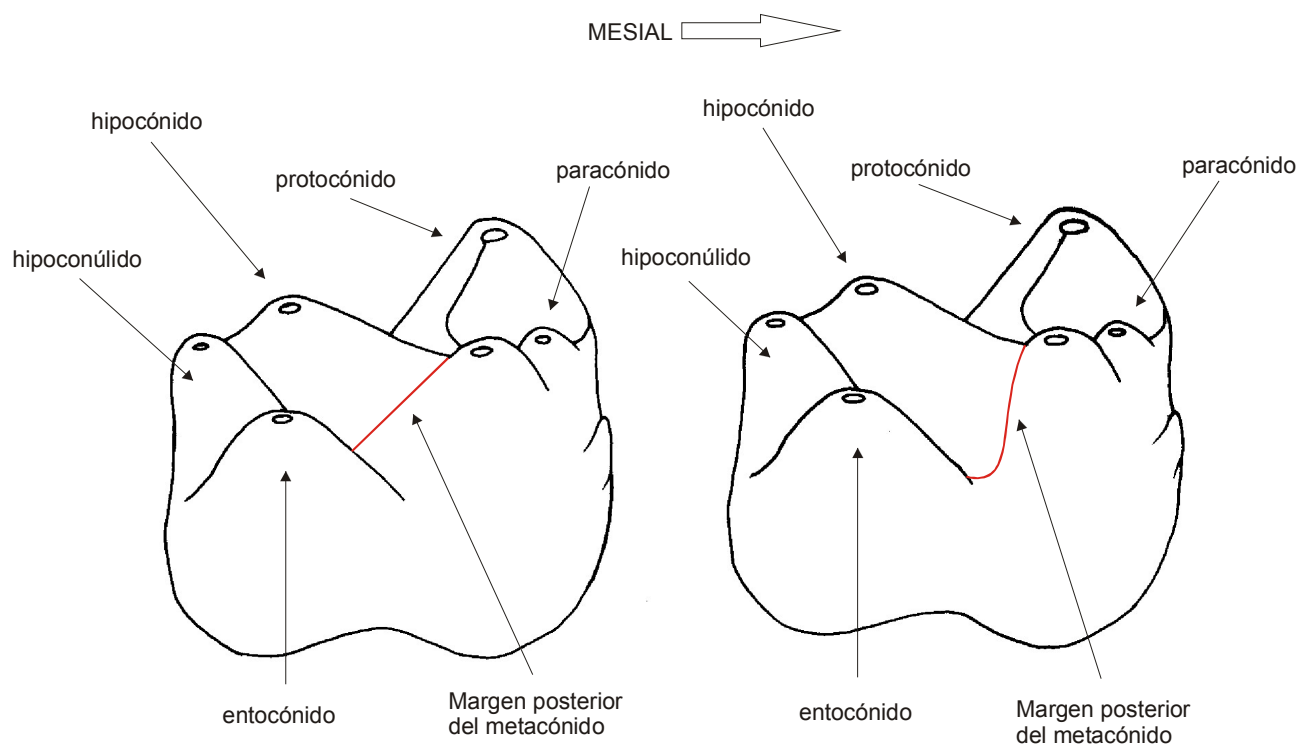


Figura 4.e.III.: Vista lingual de dos molares inferiores ejemplificando la invasión del talónido por parte del margen distal del metacónido a la izquierda y su desarrollo moderado sobre el talónido a la derecha.

59. Margen distal del metacónido en m3: (0) plano o levemente bulbosa, no hay invasión del talónido; (1) bulbosa e invadiendo el talónido.

Ver comentario del carácter 58.

60. Desarrollo de la crístida oblicua en el m1 y m2: (0) fuerte sin centrocómodo; (1) fuerte con centrocómodo; (2) reducida o ausente. (Figura 4.e.IV.)

La crístida oblicua es un carácter con un importante valor sistemático. En esta estructura es posible reconocer distintos estados en cuanto al grado de desarrollo y a la presencia o no de centrocómodo. En muchos “condilartros” la crístida oblicua puede ser débil, baja o redondeada; la crístida oblicua puede ser robusta como en *Didolodus multicuspis* (MACN 10689) donde además presenta un centrocómodo bien desarrollado en los tres molares inferiores. En el caso de *Paulogervaisia inusta* debido al desgaste de la crístida oblicua que imposibilita corroborar la ausencia del centrocómodo este carácter se ha codificado como “crístida oblicua fuerte sin centrocómodo”, pero es importante destacar que la misma debería verificarse en función de nuevos materiales.

61. Desarrollo de la crístida oblicua en el m3: (0) fuerte sin centrocómodo; (1) fuerte con centrocómodo; (2) reducida o ausente.

Ver comentario del carácter 60.

62. Orientación de la crístida oblicua en m1-3: (0) distal al margen distolingual del protocómodo; (1) distolabial o labial del metacómodo; (2) proyectada hacia el protocómodo. (Figura 4.e.IV.)

El trayecto de esta crístida desde el hipoconúlido hacia la cara distal del trigónido es bastante variable entre los “condilartros”. Puede proyectarse más o menos mesialmente, tal como ocurre en otros grupos tales como los “Zhelestidae”, en donde la crístida oblicua se adosa a la porción distolingual del protocómodo, o puede proyectarse marcadamente hacia el metacómodo. Sin embargo, entre los distintos grupos de “condilartros” y Protolipternidae se han reconocido al menos tres tipos de contacto entre la crístida oblicua y la cara distal del trigónido, con trayectorias más o menos oblicuas desde el hipocómodo. Estos contactos se producen mesialmente en la cara distolingual del protocómodo; la porción del “postvallid” basal a la muesca de la protocrístida; o en la cara distolabial del metacómodo (Muizon y Cifelli, 2000). Si bien el contacto en la base distolabial del metacómodo parece ser la más frecuente entre los

Kollpaniinae, Didolodontidae y Protolipternidae, la distribución de estos caracteres no es homogénea y según interpretaron Muizon y Cifelli (2000), es indicativo de un alto grado de homoplasia, por lo cual consideraron a este carácter cuestionable para ser utilizado en las reconstrucciones filogenéticas. No obstante, Kay *et al.* (1997) utilizaron varios caracteres referidos a la crístida oblicua en sus análisis filogenéticos sobre primates, los cuales por la estructura bunodonte y en cierto modo conservadora de sus dientes permite realizar ciertas analogías con la morfología de los “condilartros” aquí analizada.

De los contactos analizados, la muesca o vértice basal de la protocrístida no es un carácter constante en todos los materiales estudiados, ya que en ciertas formas la protocrístida es un breve contacto entre metacónido y el protocónido, mientras que en otros casos se encuentra ausente, lo que dificulta su interpretación. La protocrístida esta bien definida entre los Kollpaniinae, *Simoclaenus sylvaticus* (MNHC 8332), *Andinodus boliviensis* (YPFB Pal 6120) y *Molinodus suarezi* (por ejemplo YPFB Pal 6113). Si bien en restos con desgaste pronunciado su identificación resulta dificultosa, la protocrístida no parece estar presente en ciertos materiales referidos a *Tiucclaenus*. En *T. minutus* (m3 izquierdo MHNC 8335) la protocrístida es corta y con una muesca distal continuada en un surco vertical que desciende por el “postvallid” hacia la base del talónido, pero en *T. cotasi* (m3 derecho MHNC 1254) el protocónido y el metacónido no se encuentran unidos por una crístida y el valle del trigónido que separa las cúspides desemboca distalmente entre la base de ambas. Lo mismo se observa en ciertos materiales de *Pucanodus gagnieri* (m3 derecho MHNC 1239).

Entre los Mioclaenidae analizados, *Ellipsodon aquilonius*, *Promioclaenus lemuroides* y *Mioclaenus turgidus* presentan crístidas oblicuas contactando la cara lingual del protocónido. Esta dirección parece encontrarse restringida a las formas del hemisferio Norte, no habiéndose encontrado entre las formas sudamericanas con excepción de *Lamegoia conodonta* (MCT 1487 y MN 1463) donde la crístida oblicua constituye una estructura baja y reducida que se proyecta mesialmente hacia el protocónido. De este modo, el resto de las formas de América del Sur parecen compartir una orientación más lingual de la crístida oblicua, aunque no como carácter exclusivo.

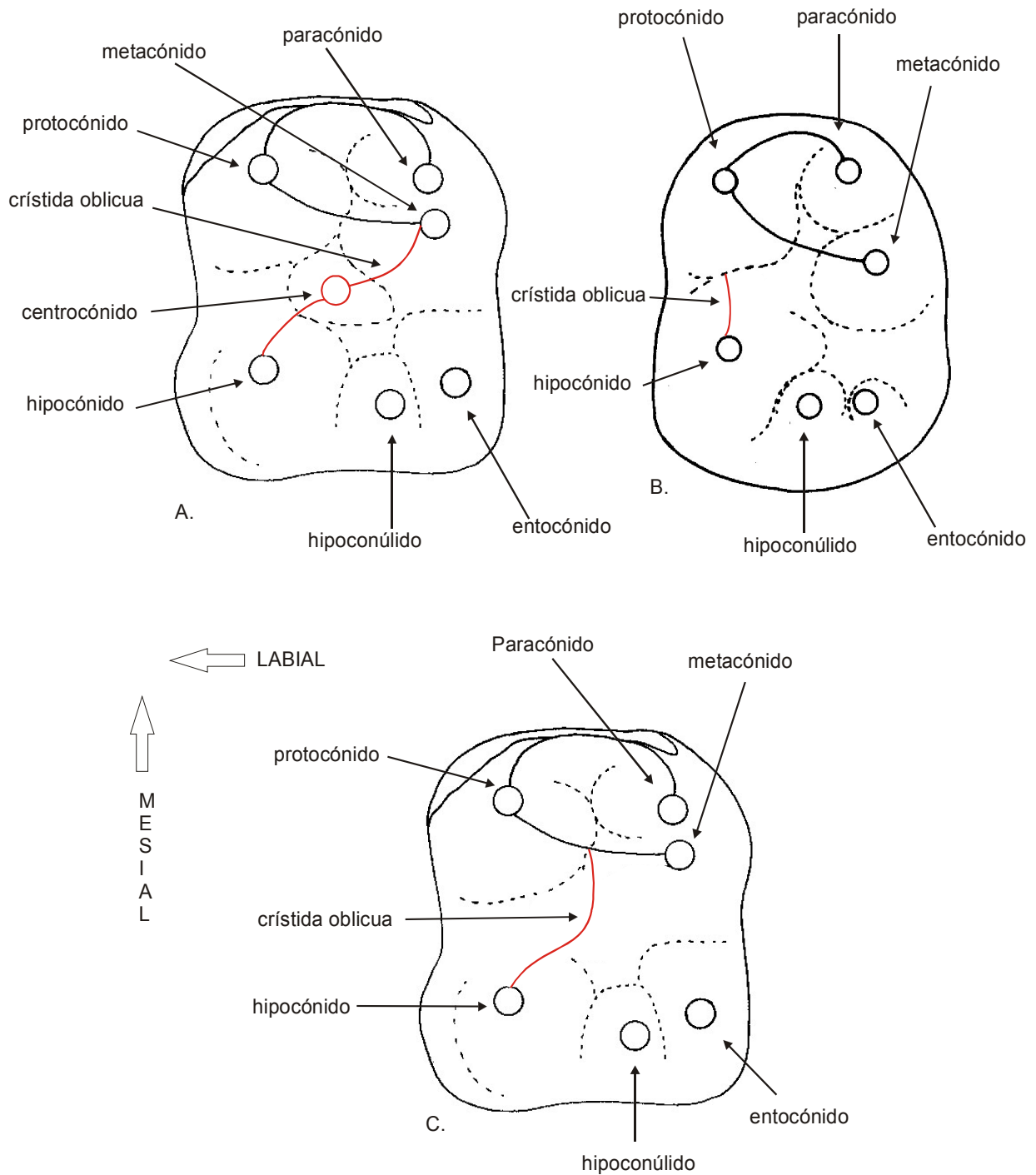


Figura 4.e.IV.: Desarrollo y dirección de la crístida oblicua. **A.:** Crístida oblicua con mesocónido y contactando la cara distolabial del metacónido. **B.:** Crístida oblicua proyectada mesialmente hacia el protocónido. **C.:** Crístida oblicua en contacto con el margen distolingual del protocónido.

63. Tamaño del entocónido en el m1 y m2: (0) menor que el hipoconúlido; (1) subigual; (2) mayor que el hipoconúlido.

La relación entre el entocónido y el hipoconúlido ha sido valorada a nivel sistemático entre los “condilartros” por diversos autores (Simpson 1937, 1948; Van Valen, 1978, 1988; Bonaparte *et al.*, 1993; Muizon y Cifelli, 2000). Entre los aspectos a tener en cuenta es posible destacar el grado de desarrollo de esta cúspide y su ubicación relativa respecto al hipoconúlido. En *Protoungulatum* el entocónido es mayor que el hipoconúlido y se ubica algo más mesial que éste, pero no más adelantado respecto del hipoconúlido. Lo mismo se observa entre ciertos Mioclaenidae tales como *Promioclaenus* (calcos MLP de AMNH 2421; AMNH 35778). En *Mioclaenus turgidus* el entocónido es más o menos obsoleto (Mathew, 1937), como se observa en el tipo (calco MLP de AMNH3135), donde se ubicaría el entocónido en el m1 existen dos pequeñas cúspides alineadas en continuidad con el hipoconúlido; y una estructura en forma de cresta baja y redondeada con cuatro cúspulas en el m2-3. Estas cúspides accesorias, al igual que en *Ellipsodon* y ciertas formas sudamericanas como en el tipo de *Escribania chubutensis* (UNPSJB PV 916), tienden a obliterar la cuenca del talónido, contactando con la parte distal del metacónido. Algunas de estas cúspides alineadas con el entocónido podrían ser homólogas a las denominadas como postmetaconúlido y entoconúlido en el sentido de Van Valen (1966) y Hershkovitz (1971).

64. Tamaño de entocónido en el m3: (0) menor que el hipoconúlido; (1) subigual; (2) mayor que el hipoconúlido.

Ver comentarios del carácter 63.

65. Relaciones del entocónido en el m1 y m2: (0) separado del hipoconúlido; (1) con tendencia a fusionarse al hipoconúlido; (2) próximo pero sin fusión al hipoconúlido. (Figura 4.e.V.)

Además de ponderar el tamaño del entocónido en relación con el hipoconúlido, es importante destacar la posición topográfica de estas cúspides. Entre los

Mioclaenidae Kollpaniinae existe un cierto grado de compresión transversa del entocónido con una tendencia a la fusión con el hipoconúlido (Van Valen, 1988; Muizon y Cifelli, 2000). Esto no debe confundirse con la figura formada entre el entocónido y el hipoconúlido cuando el desgaste es considerable. De hecho, la estrecha relación entre estas dos cúspides en el sentido que a éste estado de carácter se le da, se observa fundamentalmente en kollpaninos con escaso o nulo desgaste.

La reducción del entocónido entre los Mioclaeninae (Simpson, 1937) si bien no parece ser constante (Muizon y Cifelli, 2000), comúnmente está acompañada de una mayor apertura de la cuenca del talónido, como se observa en *Protoselene opisthacus* (calaco MLP de AMNH 101654).

Entre los Didolodontidae, por lo general, el entocónido y el hipoconúlido están bien diferenciados, separados y no fusionados. Por otra parte, el entocónido parece ser en muchos casos mayor que el hipoconúlido. Esto se observa en *Paulacoutoia protocenica*, *Escribania chubutensis*, *Miguelsoria parayirunhor* y *Didolodus multicuspis*.

Difiero en este análisis de las observaciones de Muizon y Cifelli (2000), según las cuales el entocónido de *Protolipterna* es transversalmente comprimido y con tendencia a fusionarse al hipoconúlido. Entre los materiales estudiados (por ejemplo en MCT 1304, MCT 1308, MCT 1392), el entocónido se ubica en efecto distalmente y lejos del margen distal del trigónido, y es una cúspide próxima pero bien diferenciada del hipoconúlido, de contorno circular, y no comprimida, como se observa en los Kollpaniinae y con tendencia a conformar una cresta junto a ésta última cúspide. En la matriz utilizada por Muizon y Cifelli, (2000) en el análisis filogenético codifican a *Miguelsoria*, *Asmithwoodwardia*, *Protolipterna* y *Escribania* con hipoconúlido y entocónido como cúspides unidas o fusionadas (Muizon y Cifelli, 2000: página 141 carácter 33), es decir, con el mismo estado de carácter que para los Kollpaniinae. Esto parece corresponder a un "lapsus" ya que en la página 131 del mismo trabajo destacan: "*In the Didolodontidae and other litopterns Asmithwoodwardia and Miguelsoria included in our comparison, the talonid basin is widely open lingually and the entoconid and hypoconulid are more separated and are never partially or totally fused as is observed in mioclaenids...Escribania have an entoconid larger than the*

hypoconulid...” (los autores se refieren únicamente a “*Asmithwoodwardia*” *scotti*). La importancia de enmendar la codificación de los estados para estos taxones evita la sobrevaloración de las relaciones establecidas entre los Kollpaniinae y *Escribania* (Gelfo, 2004a), así como de las diferencias entre los Protolipterna (*sensu* Cifelli, 1983a) y los Didolodontidae.

66. Relaciones del entocónido en el m3: (0) separado del hipoconúlido; (1) con tendencia a fusionarse al hipoconúlido.

Ver comentario del carácter 65.

67. Entocrístida en el m1 y m2: (0) ausente; (1) crista mesial al entocónido; (2) formada por cúspula/s mesialmente al entocónido. (Figura 4.e.V.)

Entre los Mioclaeninae suele existir una crístida mesial al entocónido, más o menos diferenciada, que contacta con la porción distal de la base del metacónido. En ciertas formas, sin embargo, existe una reducción de la misma y la cuenca del talónido se abre lingualmente. El talónido de ciertos Mioclaenidae tales como *Ellipsodon* y *Mioclaenus* fue interpretado por Muizon y Cifelli (2000) como secundariamente cerrado por una nueva crístida que conecta el hipoconúlido con el margen distal del metacónido. Esta interpretación se debe a la aparición de cúspides extras asociadas al entocónido y los distintos grados de reducción de este último como se observa en *Mioclaenus turgidus*. Estas cúspides, sin embargo, parecen mostrar cierto grado de variabilidad; por ejemplo están presentes en algunos materiales de *Escribania chubutensis* (UNPSJB PV 916) y ausentes en otros materiales (MLP 90-II-12-63). Sería factible interpretar *a priori* la presencia de estas cúspulas como parte de la entocrístida y no como una neoformación; en efecto en *Raulvaccia peligrensis* (MLP 90-II-12-69) se observa que la cúspula mesial al entocónido en el m3 forma parte de la entocrístida. Además, podría perfectamente interpretarse *a posteriori* del análisis filogenético como una estructura distinta de la entocrístida, de surgir como una convergencia en la hipótesis filogenética más parsimoniosa.

Van Valen (1988) mencionó un incipiente “entoconúlido” (= entocrístida en el presente trabajo) para *Molinodus suarezi* sobre el conocimiento del material tipo (YPFB Pal 6112). Esto parece observarse solo en el tercer molar del material mencionado y en YPFB Pal 6113 que se encuentra erupcionando. Sin embargo, esta ausente en el m3 de MHNC 1238 así como en el m1-2 de los materiales referidos a esta especie. Una condición similar se observa en el tercer molar de *Escribania*, *Raulvaccia*, y en los m2-3 de la mayoría de los materiales referidos a *Asmithwoodwardia subtrigona* provenientes de la localidad de Paso del Sapo, a excepción de un m2 derecho (LIEB PV 1623) que conserva la porción del talónido y parte del trigónido. En este material no existe entocrístida pero se observa una pequeña cúspide mesial al entocónido. La entocrístida está ausente en “*Asmithwoodwardia*” *scotti* (MCT 412). En *Ernestokokenia nitida* (MNHN CAS 681) tanto el m2 como el m3 presentan una muy breve entocrístida proyectada mesialmente desde el entocónido.

Cifelli (1983a), en su dibujo de la serie dental inferior de *Didolodus multicuspis*, realizado como una composición de detalles de diversos restos, ubica una cúspide por delante del entocónido en el m2 y una extensión mesial en el m1. Esto se observa únicamente en el resto AMNH 109618, que por otro lado recuerda en su morfología general al tipo de esta especie, pero de ningún modo es un rasgo constante en *Didolodus multicuspis* ni en el resto de las especies del género.

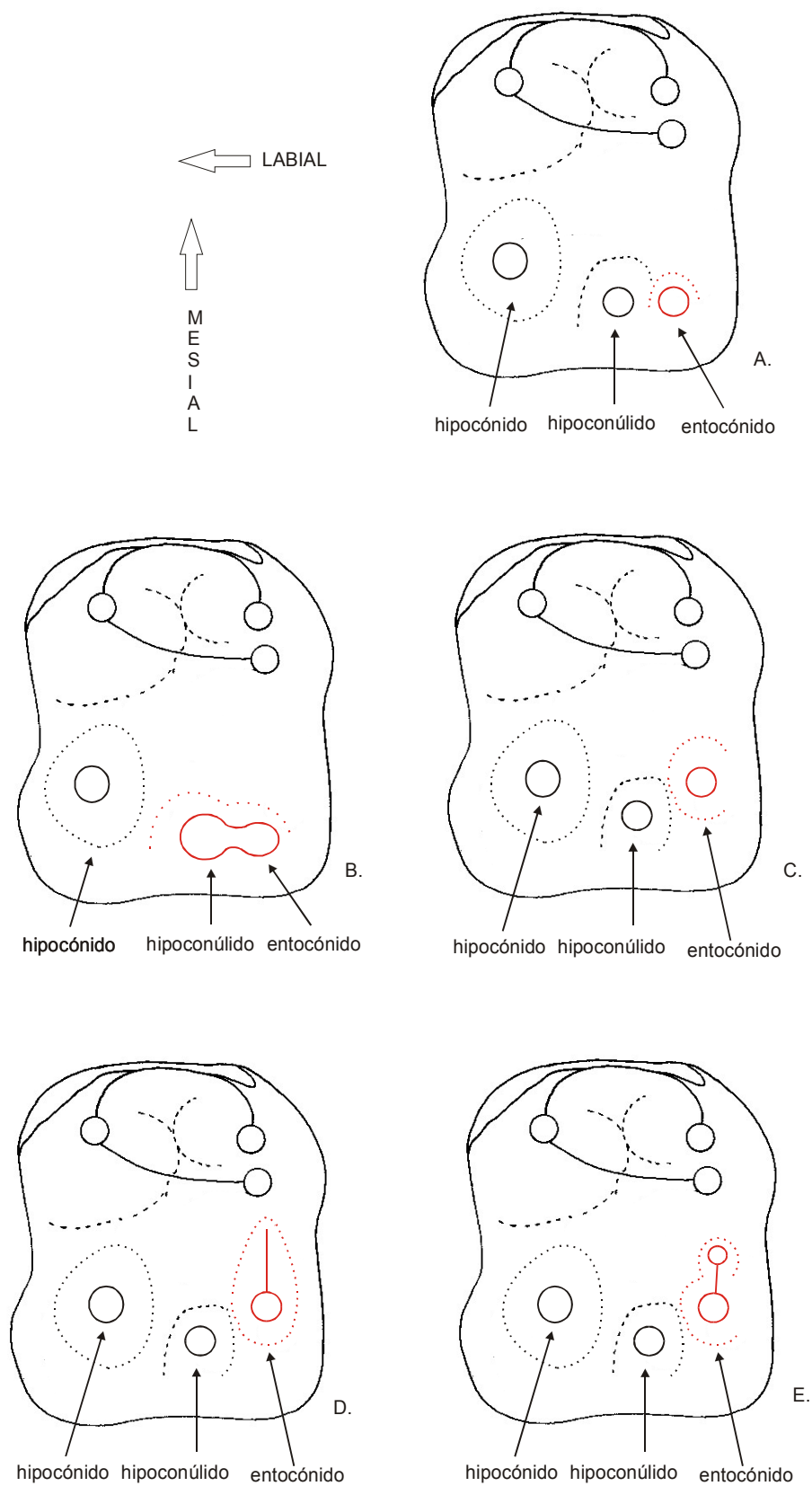


Figura 4.e.V.: **A.:** Entocónido próximo al hipoconúlido, sin entocrístida. **B.:** Fusión de entocónido e hipoconúlido. **C.:** Entocónido mesial y separado del hipoconúlido. **D.:** Entocónido con entocrístida proyectada hacia la cara distal del metacónido. **E.:** Entocónido con cúspide mesial sobre la entocrístida.

68. Entocrístida en el m3: (0) ausente; (1) crista mesial al entocónido; (2) formada por cúspula/s mesialmente al entocónido.

Ver comentario del carácter 67.

69. Desarrollo del hipocónido en el m1 y m2: (0) comprende la mitad labial del talónido pero no invade la cuenca mesial al hipoconúlido; (1) grande y cónico, extendido en la mitad lingual del talónido mesial al hipoconúlido. (Figura 4.e.VI.)

En formas tempranas tales como *Protoungulatum* el talónido es marcadamente más bajo que el trigónido, relativamente angosto, con una cuenca amplia, abierta lingualmente, y con las cúspides principales bien diferenciadas entre sí. El hipocónido constituye ya en estas formas la cúspide más voluminosa, y se encuentra rodeada por un fuerte postcínquido basal que desciende desde el margen distal del hipocónido y se expande por el margen labial del molar.

El hipocónido forma la mitad del talónido y presenta su cara lingual cóncava en varios “condilartros” tales como los Arctocyonidae, Periptychidae y los Mioclaenidae del Hemisferio Norte. Entre los Kollpaniinae es muy voluminoso y su cara lingual es plana o convexa. En estas formas se extiende lingualmente invadiendo la cuenca del talónido mesialmente al hipoconúlido. Este carácter fue oportunamente utilizado por Muizon y Cifelli (2000) quienes lo codificaron en dos estados. Por un lado, consideraron para todos los “Zhelestidae”, Arctocyonidae y Mioclaeninae, así como para las formas de América del Sur, tales como *Protolipterna ellipsodontoides*, “*Asmithwoodwardia*” *scotti* y *Miguelsoria parayirunhor* un hipocónido formando la mitad labial del talónido o menos, y sin invadir la cuenca del talónido por delante del hipoconúlido. Por otra parte, interpretaron un hipocónido grande y cónico, extendido en la mitad lingual del talónido e invadiendo la cuenca del talónido por delante del hipoconúlido en todos los Kollpaniinae y los Didolodontidae considerados. En el presente análisis, sin embargo, la interpretación de estos estados ha resultado compleja debido al carácter gradual que puede observarse entre un hipocónido bien expandido sobre el talónido y otro restringido labialmente. Además, en algunos casos, la cuenca del talónido parece encontrarse reducida por el tamaño y ubicación de otras cúspides, como por ejemplo el entocónido. Por tal motivo, algunas de las entradas de

la matriz difieren de lo observado por Muizon y Cifelli (2000). Además, se ha considerado este carácter para los dos primeros molares y el tercero por separado, tal como se hizo para otros caracteres.

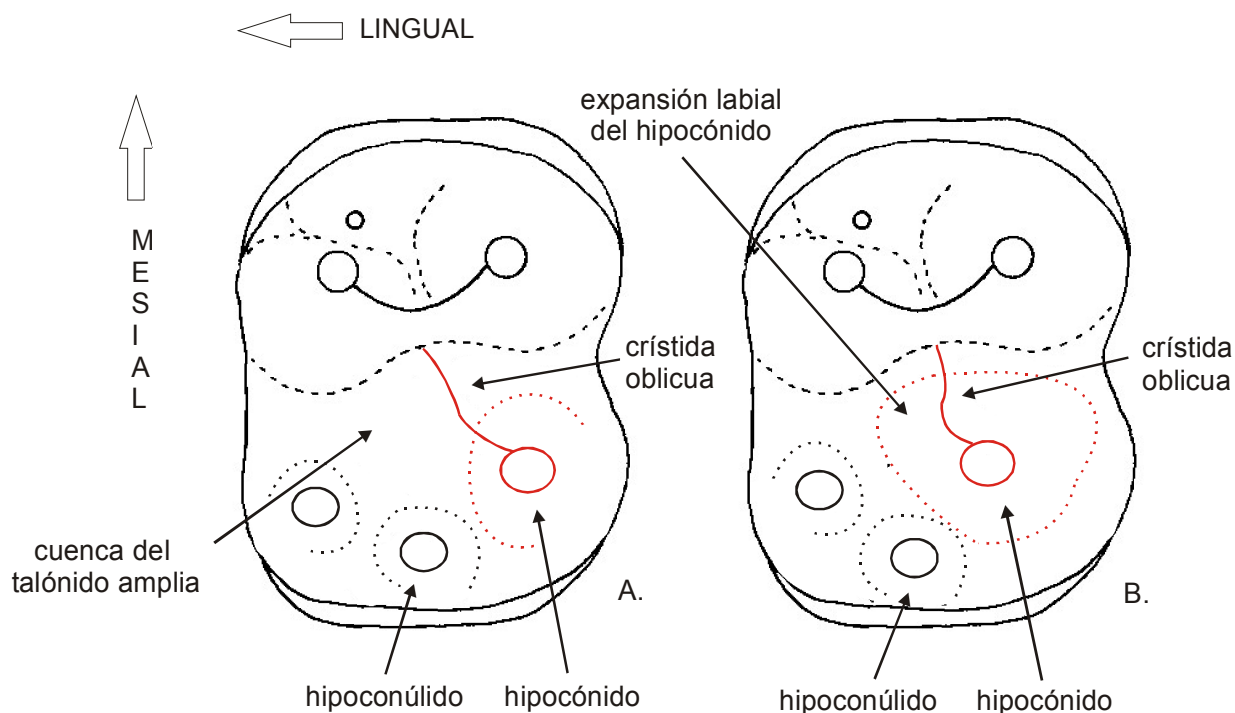


Figura 4.e.VI.. Desarrollo del hipocónido. **A.:** Sin expansión mesial al hipoconúlido **B.:** Hipocónido expandido labialmente, mesial al hipoconúlido.

70. Desarrollo del hipocónido en el m3: (0) comprende la mitad labial del talónido pero no invade la cuenca por delante del hipoconúlido; (1) grande y cónico, extendido en la mitad lingual del talónido por delante del hipoconúlido.

Ver comentario del carácter 69.

71. Postcrístida en el m3: (0) ausente; (1) en continuidad con el entocónido; (2) sin contacto con el entocónido. (Figura 4.e.VII.)

En ciertos casos, el hipoconúlido se conecta con el entocónido y el hipocónido a través de una crístida más o menos desarrollada. Como se explico en la sección de nomenclatura dental, se las ha considerado como postcrístida e hipocrístida

respectivamente. En el m3 de *Escribania chubutensis* Bonaparte *et al.* (1993) mencionan una débil hipocrístida extendida desde la superficie labial del hipoconúlido hacia la base del hipocónido, pero descendiendo y uniéndose a un muy débil e interrumpido cíngulo labial. En el m3 de *Raulvaccia peligrensis*, una gruesa hipocrístida se proyecta en dirección al hipocónido, y contacta la base distal de dicha cúspide a través de una pequeña cúspide baja y redondeada sobre ella. También proyecta una importante postcrístida que se proyecta hacia el sector lingual, pero más grácil que la hipocrístida.

La postcrístida y la hipocrístida no fueron reconocidas para estos grupos por los autores precedentes. Sin embargo, Muizon y Cifelli (2000) indicaron para *Molinodus suarezi* que en el margen labial del hipoconúlido una pequeña cresta conecta el ápice de esta cúspide a la base distolabial del hipocónido, como pudo ser corroborado en YPFB Pal 6113 y MHNC 1238, donde una fina hipocrístida une ambas cúspides. Este carácter es variable en este taxón, al igual que en *Protolipterna ellipsodontoides* en los cuales fue codificado como polimórfico en la matriz de datos.

72. Hipocrístida en el m3: (0) ausente; (1) presente.

Ver comentario del carácter 71.

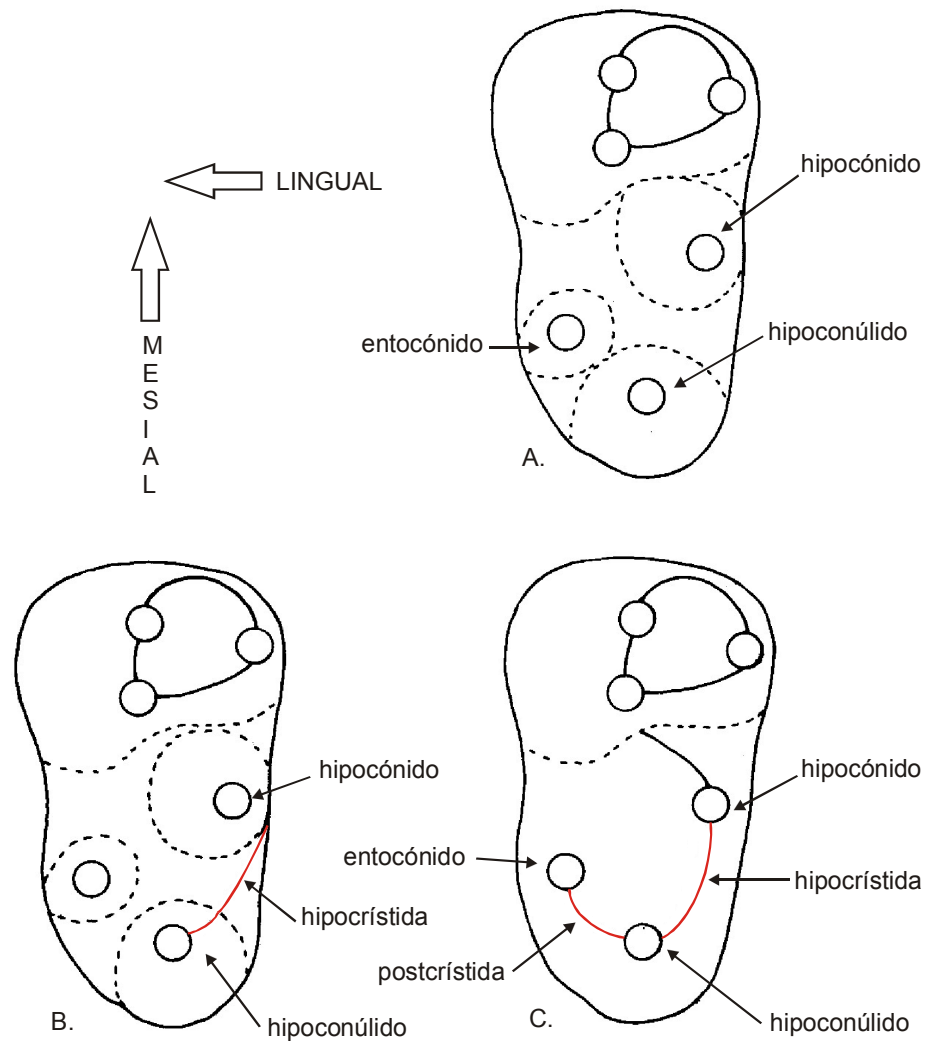


Figura 4.e.VII: A.: hipoconúlido sin crístidas asociadas. B.: con hipoocrístida. C.: con hipoocrístida y postocrístida.

4.f. Otros caracteres craneales:

73. Sínfisis mandibular: (0) no fusionada; (1) fusionada.

En los más tempranos “condilartros”, tales como *Protoungulatum* o *Mimatuta*, se conserva una sínfisis mandibular no fusionada que ha sido considerada como un carácter primitivo para los mamíferos (Crompton y Hylander, 1986). Lo mismo se observa entre las formas de Kollpaniinae para los que la mandíbula es conocida, tales

como *Molinodus suarezi*, *Tiucloaenus minutus* y *Simocloaenus sylvaticus*. Muizon y Cifelli (2000) sugirieron la posibilidad de discriminar a los Didolodontidae y los primitivos Litopterna sobre la base de la presencia de una sínfisis mandibular no fusionada y fusionada respectivamente. Consideraron para esta observación únicamente, al didolodóntido *Paulacoutoia protocenica*, donde en efecto la sínfisis no está fusionada. Sin embargo el tipo de *Didolodus multicuspis* (MACN 10689) correspondiente a un fragmento mandibular derecho con la porción mesial de la rama mandibular izquierda, presenta las dos ramas unidas mesialmente por una sínfisis fusionada (Gelfo, 2004a), al igual que en otros taxones referibles a didolodóntidos que no fueron considerados por los autores, tales como *Megacrodon planus* (MLP 12-1732) y "*Lambdaconus*" *alius* (MACN 10893). En "*Asmithwoodwardia*" *scotti*, *Protolipterna ellipsodontoides* y *Miguelsoria parayirunhor* se observa una sínfisis mandibular fusionada. Debido a la presencia de este mismo carácter entre los Macrauchenidae, Proterotheriidae y Adianthidae (Scott, 1910; Cifelli, 1993; Soria 2001) fue considerado por Muizon y Cifelli (2000) como un importante apoyo para referir estas formas a los Litopterna. En principio la fusión de las ramas mandibulares a nivel de la sínfisis parece haberse desarrollado independientemente en distintas líneas de ungulados.

74. Tamaño del canino inferior: (0) algo mayor que el tamaño del p1; (2) más del doble del tamaño del p1.

Un canino relativamente grande se observa entre los más tempranos "condilartros". Entre los Mioclaenidae, es común que el canino inferior tenga un menor tamaño, por ejemplo en *Promioclaenus*, *Litaletes*, *Protoselene*, *Ellipsodon*, *Mioclaenus* (Simpson, 1936); ésto contrasta con otras formas de como *Harpagolestes uintens* Scott, 1888, entre los Mesonichidae donde los caninos son proporcionalmente muy grandes (Szalay, 1969; Szalay y Gould, 1966). Entre los Kollpaniinae, para los que el canino es conocido, *Tiucloaenus minutus* (YPFB Pal 6115) presenta el canino algo mayor que el p1 pero no considerablemente mayor. En *Pucanodus gagnieri* (MHNC 1230), el canino inferior está menos reducido que en el anterior, pero sigue siendo de tamaño moderado. En *Didolodus multicuspis*, si bien los caninos no son conocidos en

la mandíbula MACN 10689, así como en un resto de maxilar MACN 10690, el alvéolo del canino no es más grande que el alvéolo del primer premolar. Lo mismo ocurre con *Megacrodon planus* (MLP 12-1732) y "*Lambdaconus*" *alius* (MACN 10893) donde los alvéolos del canino y el primer premolar son de un diámetro comparable. *Miguelsoria parayirunhor* y "*Asmithwoodwardia*" *scotti* también muestran caninos inferiores de moderado tamaño, que nunca duplican en volumen al primer premolar. *Protolipterna ellipsodontoides*, por otra parte, presenta un canino más grande e hipertrofiado (Cifelli, 1983a), rasgo que fuera considerado como probablemente apomórfico para este taxón (Muizon y Cifelli, 2000).

4.g. Caracteres postcraneales

No existen registros de material postcraneal directamente asociado a restos dentales que permitan tener la certeza de una correspondencia. Asociaciones de restos postcraneales se han propuesto sin especificar el criterio utilizado en algunos casos (Ameghino, 1904c) y en otras sobre la base de metodologías contrastables (Cifelli, 1983b; Bergqvist, 1996; Muizon *et al.*, 1998).² Se incorporan aquí caracteres postcraneales, relevados de materiales cuya asignación a los Didolodontidae es contrastable.

75. Forma de la tróclea astragalar: (0) achatada sin crestas agudas; (1) en forma de carretel pero con crestas tibial y fibular poco salientes y de desarrollo asimétrico; (2) carretel, con crestas bien marcadas y salientes. (Figura 4.g.III.)

La morfología de la tróclea del astrágalo presenta caracteres diagnósticos importantes. Funcionalmente, el desarrollo de las crestas trocleares del astrágalo, por ejemplo, restringen los movimientos de la tibia. Un borde mesial redondeado permite la supinación parcial del miembro, mientras que un borde lateral alto mantiene al miembro pronado durante la locomoción (Taylor, 1974). El astrágalo en forma de carretel fue destacado como un carácter derivado en los Litopterna (Cifelli, 1983b,

² Una discusión más apropiada se encuentra en: **2.g.** Consideraciones sobre los materiales estudiados.

1993; Bergqvist, 1996), y estaría vinculado con los hábitos cursoriales de ciertos grupos. Las crestas trocleares se encuentran ausentes entre los Kollpaniinae, mientras que en *Paulacoutoia protocenica* y *Lamegoia conodonta* ya se observa un desarrollo de estas crestas.

76. Superficie sustentacular del astrágalo: (0) sin contacto con la superficie articular distal del astrágalo; (1) contactando con la superficie articular distal del astrágalo. (Figura 4.g.l.)

La faceta sustentacular y su separación o no de la tróclea y el surco tendinoso plantar, fue considerado como un carácter importante por Szalay y Decker (1974) para *Protoungulatum*, y también analizado en primates paleocenos tales como *Procerberus* y *Plesiadapis*. Bergqvist (1996) utilizó precedentemente este carácter en sus análisis filogenéticos donde incluyó diversos grupos de ungulados paleógenos de América del Sur.

En taxones tempranos, tales como *Protoungulatum*, se observa una faceta sustentacular independiente y bien delimitada de la porción distal del astrágalo. Esto se conserva de modo variable entre los Mioclaenidae Kollpaniinae y en *Lamegoia conodonta*. Sin embargo, una extensión de la faceta sustentacular se extiende sobre la faceta navicular en *Molinodus suarezi* y *Simoclaenus sylvaticus*, considerados por sus caracteres dentales como formas más derivadas que el resto de los Kollpaniinae (Muizon y Cifelli, 2000). Además, se encuentra presente en taxones más modernos, tales como *Paulacoutoia protocenica*, *Protolipterna ellipsodontoides*, *Miguelsoria parayirunhor*. También se observa esta extensión en Mioclaenidae del Hemisferio Norte, tales como *Ellipsodon aequidens* e Hyopsodontidae (Cifelli, 1983b; Godinot et al., 1996; Muizon et al., 1998).

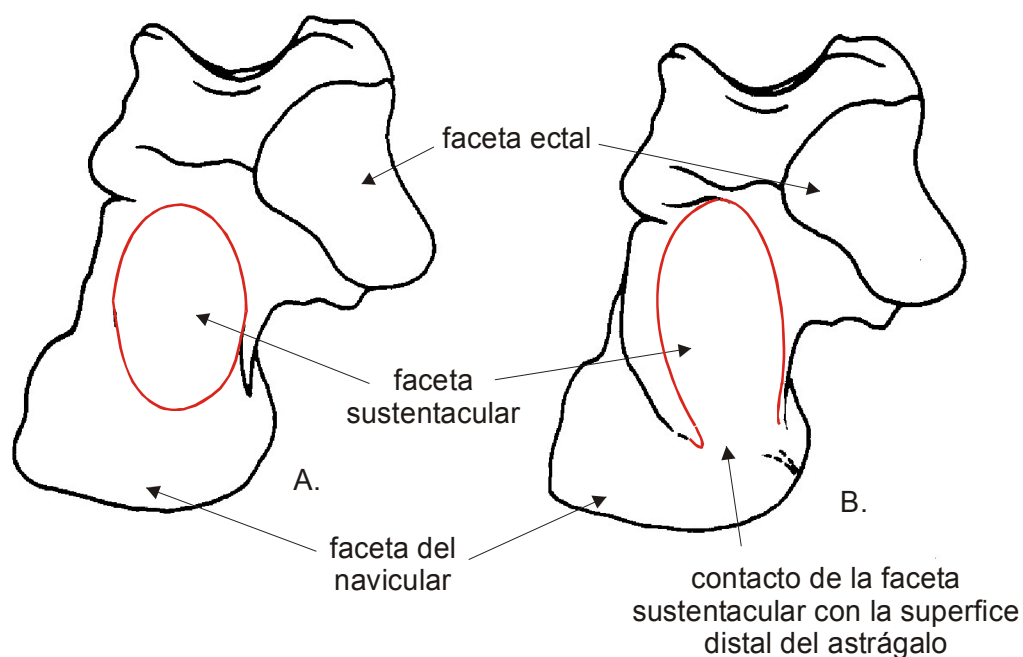


Figura 4.g.I. Vista plantar de astrágalos ilustrando **A.:** Faceta sustentacular restringida
B.: Faceta sustentacular en continuidad con la porción distal del astrágalo.

77. Faceta ectal del astrágalo: (0) convexa o prácticamente plana; (1) cóncava; (2) marcadamente cóncava y profunda. (Figura 4.g.II.)

Entre los más tempranos “ungulados” del Paleógeno de América del Sur, los astrágalos reasociados a los Kollpaniinae (Muizon, *et al.*, 1998) muestran una faceta ectal plana o levemente convexa, similar a lo observado en *Protoungulatum*. Cifelli (1983b) consideró una faceta ectal marcadamente profunda con una orientación externa para los Litopterna. Posteriormente, utilizó estas observaciones en un análisis filogenético donde incluyó litopternos y didolodóntidos³ (Cifelli, 1993). De modo similar, Thewissen *et al.* (1999) consideraron el desarrollo de la faceta ectal para distintos “ungulados” vivientes y extintos considerando como estados su ubicación plantar y concavidad y, por otro lado su desarrollo lateral y plano.

En los astrágalos asignados a *Protolipterna ellipsodontoides* (MCT PV 2516) y *Miguelsoria parayirunhor* (MCT PV 1353, 1355) existe una faceta ectal profunda. Sin embargo, parece existir una diferenciación amplia entre lo que se observa en los Didolodontidae como *Paulacoutoia* o *Lamegoia* donde la faceta ectal es cóncava pero

³ Ver 6.a. La problemática de los Didolodontidae.

sin la profundidad y el desarrollo de la concavidad que se observa en los anteriores o en más modernos Litopterna, tales como *Megadolodus molariformis* (Cifelli y Villarroel, 1997). En el presente análisis se ha incorporado un estado más de carácter en la codificación de desarrollo de la faceta, a diferencia de trabajos precedentes (Bergqvist, 1996), con la intención de ponderar las diferencias mencionadas.

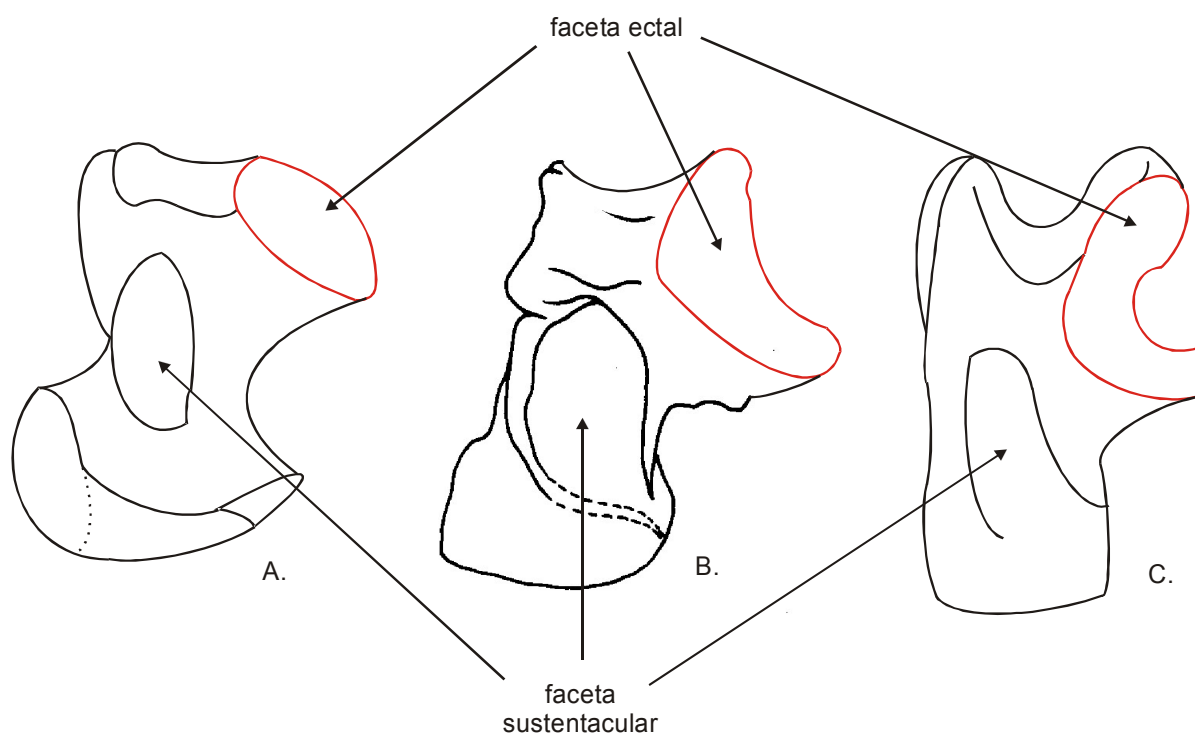


Figura 4.g.II.: Vistas plantares de astrágalos. **A.:** Con faceta ectal levemente convexa a plana, la faceta sustentacular sin continuidad con la faceta distal, y la cabeza del astrágalo expandida medialmente **B.:** Faceta ectal levemente cóncava **C.** Faceta ectal marcadamente cóncava y profunda.

78. foramen astragalar: (0) presente; (1) ausente. (Figura 4.g.III.)

La primera referencia sobre la perforación astragaliana en los “condilartros” fue dada por Cope (1883), quien menciona que en *Mioclaenus ferox* (= *Claenodon ferox*) el foramen astragalar se ha producido por un puente óseo conformado encima del surco, por el cual corría el tendón del músculo flexor. Posteriormente diversos autores han insistido en considerar al foramen como una característica primitiva (Osborn, 1889; Zittel, 1891; Wortman, 1894); sin embargo, Ameghino (1904c), considerando una gran cantidad de taxones, destaca que la perforación astragaliana en los

mamíferos no constituye un rasgo originalmente primitivo y reviste, sin dudas, un importante valor no solo sistemático sino morfofuncional. El canal o foramen astragalar está presente en numerosos grupos tales como insectívoros, carnívoros, creodontos y “condilartros”. La presencia de este foramen ha estado asociada a la restricción del rango de movimiento de la articulación tibio-astragalar, la cual no excedería los 50° o 70° grados (Szalay y Decker, 1974). La ausencia del canal astragalar habría ocurrido independientemente en distintos mamíferos. En formas especializadas, su ausencia estaría relacionada con la postura digitígrada y la necesidad de ampliar el movimiento ortal de la tibia sobre el astrágalo.

De los materiales analizados, el foramen se encuentra ausente en *Protolipterna ellipsodontoides* y *Miguelsoria parayirunhor*. La presencia o ausencia del mencionado foramen fue utilizado ya anteriormente en los análisis filogenéticos de Thewissen y Donning (1992), y en particular incluyendo litopternos, notoungulados y condilartros por Bergqvist (1996).

79. Morfología general del astrágalo: (0) tróclea plana o con crestas poco marcadas, cuello corto pero bien diferenciado de la cabeza; (1) tróclea en forma de carretel, con cuello alargado y poco diferenciado de la cabeza astragalar.

Como se indicó precedentemente, la morfología de la tróclea del astrágalo guarda relación con el movimiento de la tibia. Un borde medial más redondeado permite la supinación parcial, mientras que un borde lateral más alto y con una cresta más desarrollada mantiene la pronación durante la locomoción (Taylor, 1976). El desarrollo de ambas crestas confiriendo a la tróclea una forma de carretel restringe el movimiento transversal y se vincula con el habito cursorial de los Litopterna. En tal sentido, los astrágalos asignados a *Miguelsoria parayirunhor* y *Protolipterna ellipsodontoides* presentan el característico carretel de los Litopterna. La morfología de la tróclea en los “condilartros” didolodóntidos fue utilizada por Cifelli (1993), quien consideró dos caracteres: un cuerpo astragalar bajo con crestas poco planas o en forma de carretel; y la tróclea tibial restringida a la superficie dorsal o extendido posteroinferiormente. Por su parte, Bergqvist (1996) utilizó la forma de la tróclea con tres estados: achatada sin crestas agudas; en forma de carretel con crestas tibial y

fibular poco salientes y asimétricas; y en carretel con crestas muy salientes. Además, utilizó independientemente un segundo carácter, la condición del astrágalo. En este último, consideró tróclea plana o con cristas poco marcadas, cuello largo o corto, oblicuo o no; en oposición al estado de tróclea en forma de carretel con cuello largo y oblicuo. Debido a que parece existir cierto grado de dependencia entre estos dos últimos caracteres y por los taxones analizados, se ha considerado la morfología del astrágalo en un sentido amplio, incluyendo la tróclea, las crestas y el cuello en el mismo carácter.

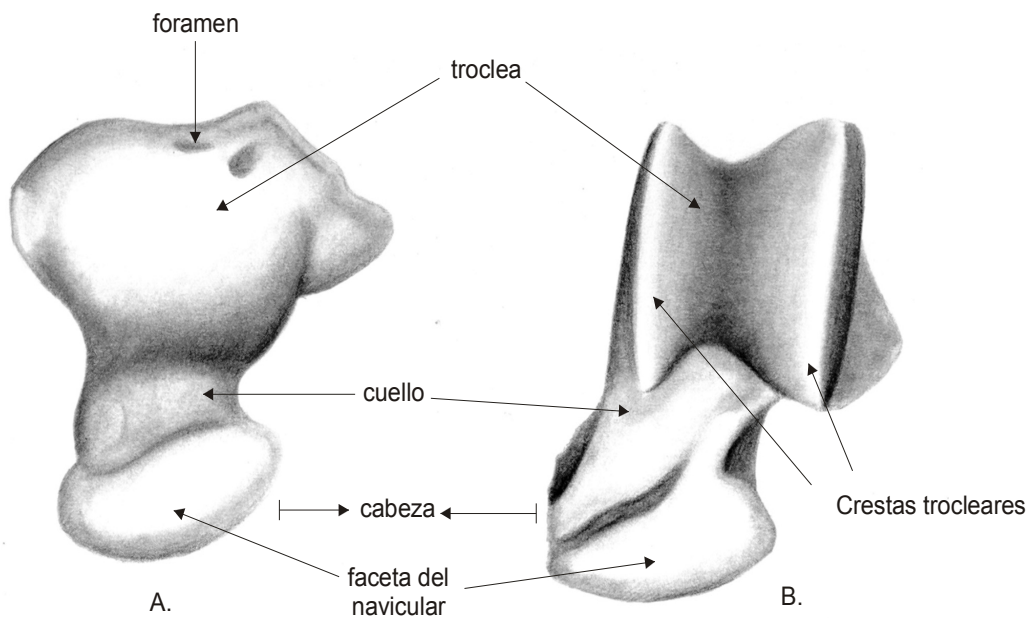


Figura 4.g.III. Morfología de los astrágalos en vista dorsal. **A.** Tróclea sin crestas marcadas, con cuello bien diferenciado y cabeza ancha. Puede observarse que la faceta para el navicular no se encuentra restringida a la cara dorsal y plantar, sino que se extiende en toda la superficie de la cabeza. **B.** Tróclea con crestas trocleares marcadas y forma de carretel, con cuello poco diferenciado de la cabeza astragalar. La faceta del navicular queda restringida a la superficie dorsal y plantar.

80. Extensión de la faceta maleolar media del astrágalo: (0) restringida a la tróclea; (1) extendida hasta la cabeza pero con la porción distal recurvada medialmente. (Figura 4.g.IV.)

La extensión de la faceta maleolar media del astrágalo fue considerada como uno de los caracteres derivados en el análisis filogenético de los Didolodontidae (Cifelli, 1993), en contraposición de una faceta maleolar restringida al cuerpo astragalar. Bergqvist (1996) desglosó este carácter en dos, a fin de analizar correctamente no solo la morfología de los astrágalos reasociados a “condilartros” de América del Sur, sino también la de otros “ungulados” de contextura graviportal. Consideró, por un lado, la extensión de la faceta, y por otro su morfología plana o cóncava. En el presente análisis, debido a los taxones considerados, no es necesario tal diferenciación. La faceta maleolar media se encuentra restringida a la tróclea en *Protoungulatum*, pero se extiende sobre el cuello hasta la cabeza del astrágalo en *Paulacoutoia protocenica*, *Lamegoia conodonta* y al menos en un Kollpaniinae, *Simoclaenus sylvaticus* (Muizon et al., 1998).

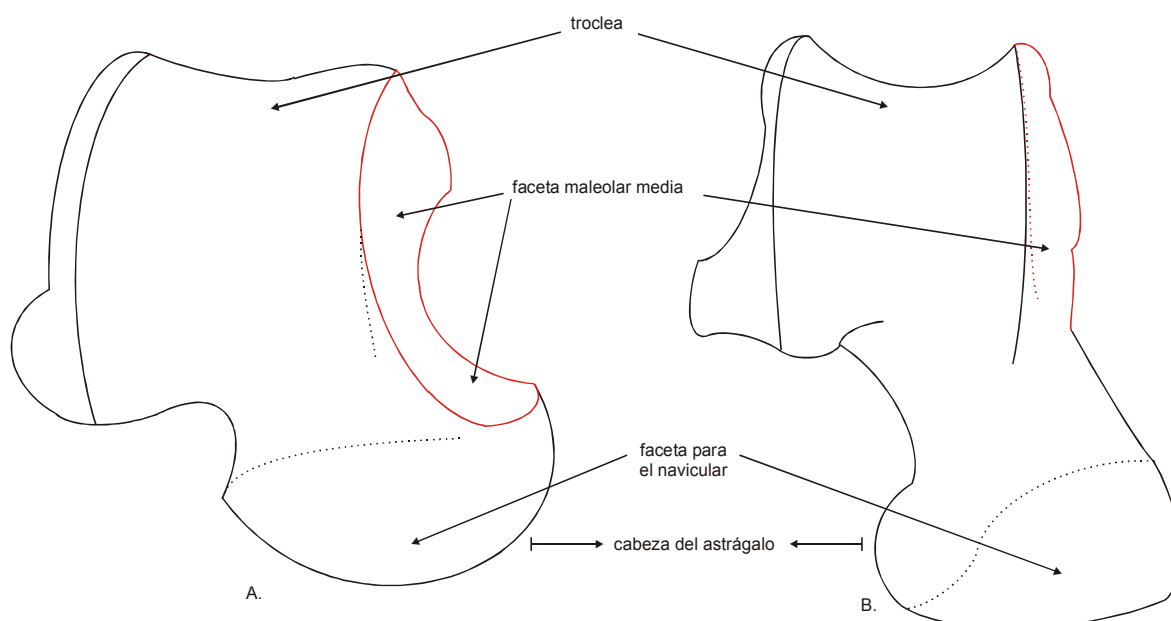


Figura 4.g.IV. vistas dorsales de astrágalos mostrando **A.** Faceta maleolar media proyectada distalmente sobre la cabeza y **B.** Faceta maleolar restringida lateralmente a la tróclea.

81. Extensión de la faceta para el navicular del astrágalo: (0) se extiende proximalmente en todas las direcciones; (1) se extiende sobre las superficies dorsal e plantar del cuello. (Figura 4.g.IV.)

La faceta para el navicular puede encontrarse extendida en todas las direcciones de la cabeza del astrágalo, como ocurre entre los aquellos reasociados a didolodóntidos, o extenderse en la superficie dorsal y ventral del cuello en relación a las restricciones vinculadas con los hábitos cursoriales (Bergqvist, 1996).

82. Expansión medial de la cabeza del astrágalo: (0) ausente; (1) presente. (Figura 4.g.IV.)

Prothero *et al.* (1988) consideraron la cabeza del astrágalo corta y robusta como la sinapomorfía de los ungulados respecto a otros euterios paleógenos. Este carácter también fue considerado entre los “condilartros” de América del Sur por Cifelli (1993), quien utilizó como estados la morfología ovoide o semicilíndrica, con el eje mayor subparalelo al de la tróclea tibial. Por otra parte, Bergqvist (1996) lo utilizó en relación al grado de expansión medial de la cabeza. Thewissen y Madar (1999) analizaron los elementos tarsales de diversos mamíferos, y consideraron en detalle la cabeza del astrágalo. En efecto, en formas tempranas como *Protoungulatum*, o entre los Kollpaniinae, dicha expansión es muy conspicua, mientras que en los Litopterna se encuentra parcialmente reducida.

83. Faceta cuboidal: (0) presente; (1) ausente.

El contacto entre el astrágalo y el cuboides caracteriza la disposición diplártica o alternada. Esta se encuentra presente en la mayoría de los “condilartros” con tarsos conocidos, y en particular entre los taxones analizados en *Protoungulatum* y en los Kollpaniinae. La disposición taxeopódica o alterna donde no se observa contacto entre el cuboides y el astrágalo es característica de ciertos “condilartros” del Hemisferio Norte, como los Meniscotheridae y los Phenacodontidae, con excepción de *Tetraclaenodon* (Mathew, 1897; Gazin, 1965; Williamson y Lucas, 1992; Prothero *et al.*, 1988), y entre las formas de América del Sur se observa entre los Litopterna y ciertos Notoungulata (Cifelli, 1993; Bergqvist, 1996). Es muy común la presencia de

una cresta que separa la faceta del cuboides de la del navicular, la cual puede ser fuertemente oblicua como ocurre entre los perisodáctilos, limitando el movimiento dorsoplantar. Una cresta similar se observa en los artiodáctilos no rumiantes, pero no interrumpe la movilidad en dicho plano. La faceta del cuboides y del navicular en los artiodáctilos rumiantes no se separan por cresta alguna, y muestran una situación de continuidad (Hussain *et al.*, 1983), situación comparable a lo observado en los astrágalos reasociados a didolodóntidos y litopternas.

84. Surco lateroposterior desde el foramen astragalar: (0) presente; (1) ausente.

(Figura 4.g.V.)

El surco latero-posterior, desde el foramen astragalar, protege las venas y nervios que pasan a través del foramen astragalar contra la compresión y la deformación sufrida por el peso de la tibia cuando se produce una extensión completa del miembro posterior (Cifelli, 1983b). La independencia de este carácter respecto a la presencia o ausencia del foramen astragalar no es totalmente clara. Se encuentra presente en todos los restos en donde el mencionado foramen existe. De todos modos, se ha optado por utilizar este carácter en el sentido de Bergqvist (1996).

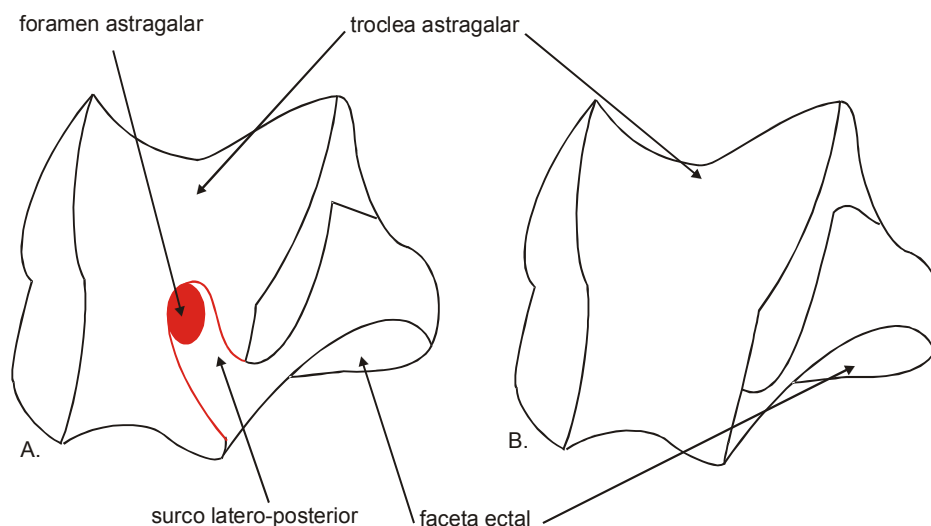


Figura 4.g.V. Astrágalos en vista proximal mostrando **A.** con surco lateroposterior del foramen astragalar y **B.** tróclea continua sin foramen y no interrumpida por el surco.

85. Condición de la tuberosidad del calcáneo: (0) sin surco transversal; (1) surco transversal en la tuberosidad del calcáneo, delimitado plantarmente a la región de inserción del tendón de Aquiles. (Figura 4.g.VI.)

El desarrollo de la tuberosidad calcánea reviste gran importancia por la inserción de dos músculos, el bíceps femoral que presenta tres puntos de inserción en “ungulados” actuales, uno de los cuales corresponde a la tuberosidad calcánea; y el gastrocnemio que se extiende a la porción plantar de la tuberosidad calcánea, delimitada por un surco para la inserción de un tendón de dicho músculo. (Sisson y Grossman, 1982). Esta condición también se encuentra en los Litopterna y ha sido considerada como importante para el monofiletismo de este grupo (Bergqvist, 1996).

86. Región anterior al cuello del calcáneo: (0) corta con faceta del cuboides subnormal al eje del elemento; (1) larga con faceta del cuboides oblicua.

La relación entre la orientación de la faceta del cuboides y el cuello o eje principal del calcáneo fue considerada en particular por Cifelli (1993), pudiendo tener la mencionada faceta una orientación normal al eje o fuertemente oblicua. La oblicuidad de la mencionada faceta fue ya ponderada como un carácter primitivo para los Arctocyonidae, Periptychidae y Phenacodontidae (Mathew, 1909; Szalay y Decker, 1974), respecto de los cuales presentan una faceta del cuboides menos oblicua que las formas sudamericanas, y que representaría un estado más derivado. Estas consideraciones fueron sugeridas por Bergqvist (1996), quien consideró el grado de oblicuidad en dos estados a fin de ponderar las diferencias, y codificó como estados de carácter (a) una faceta del cuboides subnormal; (b) con oblicuidad acentuada; y (c) oblicuidad fuertemente acentuada. Entre los materiales estudiados en el presente trabajo, sólo los restos reasociados a *Miguelsoria parayirunhor* y *Protolipterna ellipsodontoides* presentan una mayor oblicuidad de la faceta del cuboides, y no parece necesario la consideración de un tercer estado para este carácter, por lo que se consideró en el sentido de Cifelli (1993).

87. Faceta sustentacular del calcáneo: (0) subplanar (1) mesiodistalmente cóncava. (Figura 4.g.VI.)

La morfología y el grado de desarrollo de la faceta sustentacular del calcáneo para las “condilartros” y los Protolipternidae fue destacada por Cifelli (1983b), quien incluyó en un análisis filogenético posterior una morfología subplanar o mesiodistalmente cóncava como estados para este carácter (Cifelli, 1993). Además, la presencia de un sustentáculo delgado o grueso fue considerada por Bergqvist (1996) en la discriminación de ciertos ungulados, pero no parece ser de utilidad para discriminar entre los taxones incluidos en el presente análisis.

88. Porción dorsoposterior del calcáneo: (0) aguzado en forma de “pico” (1) más o menos recta. (Figura 4.g.VI.)

La presencia de una “pico” dorsal prominente en la extremidad distal del calcáneo fue mencionado por Cifelli (1983b) para los Didolodontidae y *Victorlemoinea*, considerado también como un “condilartro” (Cifelli, 1983a; 1993, pero ver en contra de esta opinión Soria, 2001⁴). El aguzamiento también está presente en el calcáneo de los Kollpaniinae, entre las formas sudamericanas (Muizon *et al.*, 1998) y en *Tetraclaenodon* y algunos Meniscotheridae (Bergqvist, 1996).

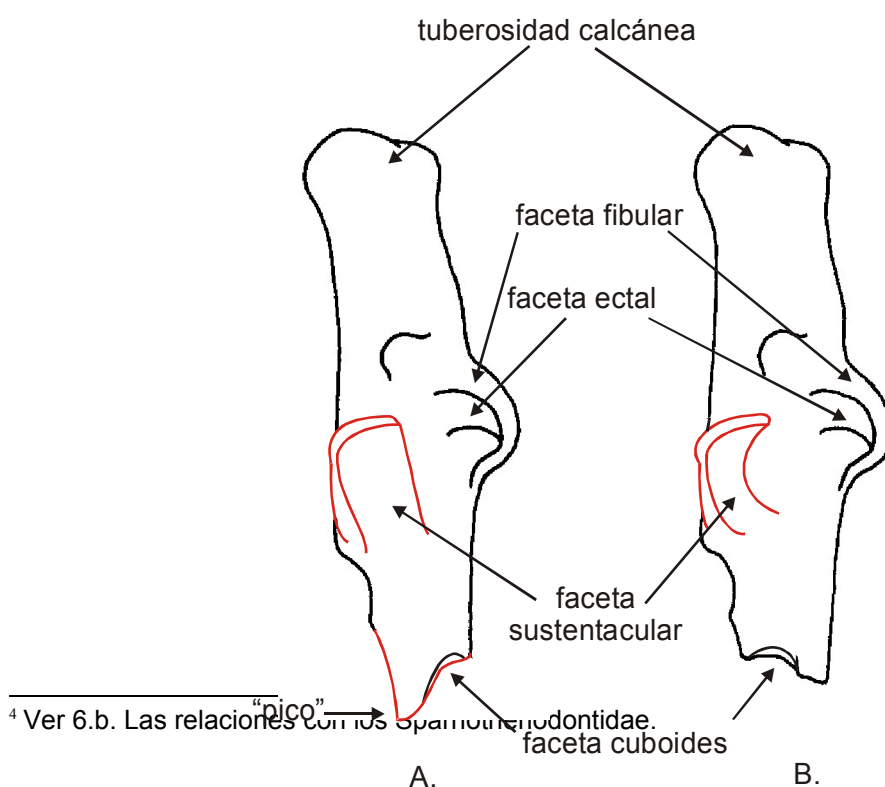


Figura 4.g.VI. Vista latero-dorsal de calcáneos indicando **A.** Faceta sustentacular subplana y porción distal aguzada **B.** Con faceta sustentacular cóncava

5. RESULTADOS

5.a. Consideraciones previas del análisis filogenético

En el análisis filogenético se incluyó una matriz de 89 caracteres. De éstos, 74 caracteres eran de origen dental y corresponden del 0 al 40 a los molares superiores, del 41 al 74 a la dentición inferior, siendo en particular el 73 de la mandíbula. Los restantes 13 caracteres, del número 75 al 88, fueron relevados de elementos tarsales. Ninguno de los caracteres fue considerado como ordenado¹.

Los taxones analizados corresponden a 26 especies, de los cuales se consideró como grupo externo a *Protoungulatum donae*. Los Mioclaenidae Kollpaniinae fueron incluidos considerando particularmente la debilidad de su monofilia (Muizon y Cifelli, 2000; Gelfo, 2004a), y sus evidentes relaciones tanto con “condilartros” del Puerquense del Hemisferio Norte como con las formas del Paleógeno de América del Sur. En el grupo de estudio analizado, además de las especies de Didolodontidae se incluyeron litopternas basales, algunos de los cuales fueron originalmente considerados como Didolodontidae. Tal es el caso de *Miguelsoria parayirunhor*, *Asmithwoodwardia subtrigona* y “*Asmithwoodwardia*” *scotti*, estas últimas formas consideradas como perteneciente a los litopternas con dudas por Cifelli (1983a, 1993), y luego como Litopterna sin mayores consideraciones por Muizon y Cifelli (2000). Sin embargo, como se expone en el presente trabajo, no existen elementos que puedan fundamentar dicha asignación.

La matriz de datos (Anexo: 10.a. Matriz de caracteres) fue analizada aplicando el concepto de parsimonia con el programa TNT (Tree analysis using New Technology) (Goloboff *et al.*, 1999). Se utilizó el algoritmo TBR (Tree bisection and reconnection), salvando 10 árboles por replicación, y partiendo de un árbol generado al azar con 10 réplicas por secuencia de adición. En una primera aproximación a la filogenia del grupo estudiado, se realizó un análisis de la matriz de caracteres sin ordenar los caracteres y considerando a todos con el mismo peso (ver metodología). Un segundo análisis fue realizado utilizando la técnica de pesos implicados (Goloboff,

¹ Ver 2.f. Consideraciones metodológicas sobre el análisis filogenético.

1993, 1997). Se describe a continuación los resultados, aplicando ambas metodologías, y se analizan los resultados obtenidos.

5.b. Análisis filogenético sin pesos implicados

A partir del primer análisis, considerando todos los caracteres como no ordenados e igualmente pesados, se obtuvieron 12 árboles igualmente parsimoniosos con una longitud de 234 pasos. El consenso estricto de esos árboles presenta una longitud de 241 pasos. El índice de consistencia es de 0.526, el índice de retención es 0.692, el índice de consistencia re-escalado 0.386, y el calculado sin autapomorfías 0.510. Los valores de soporte de Bremer absoluto y relativo buscando árboles subóptimos, de hasta 50 pasos más que el árbol de consenso estricto. Todos estos datos se resumen en el cuadro de la figura Figura 5.c.III., y el listado completo de las sinapomorfías que sustentan los nodos se brinda en el Anexo: 10.b.I.

En este árbol (figura 5.b.I.) como puede observarse, existen dos grupos bien definidos. Uno de ellos conformado por los Kollpaniinae, que constituyen un grupo monofilético definido por el nodo 43. Este clado presenta altos valores de soporte, Bremer absoluto de 7 y de Bremer relativo de 80. El nodo 43 se encuentra sustentado por 5 sinapomorfías correspondientes a: el margen distal del metacónido en el m3 (carácter 59) que invade la cuenca del talónido posteriormente; la ausencia de entocrístida en el m3 (68); el desarrollo del hipoconido en el m1 y m2 (69) y en el m3 (70), que es grande y cónico, extendiéndose en la mitad lingual del talónido por delante del hipoconúlido en ambos caracteres; y la postentocristida en el m3 (71) ausente. Solo restan por resolver las relaciones entre las tres especies de *Tiuclaenus* y *Pucanodus*, las que conforman una politomía en el nodo 44.

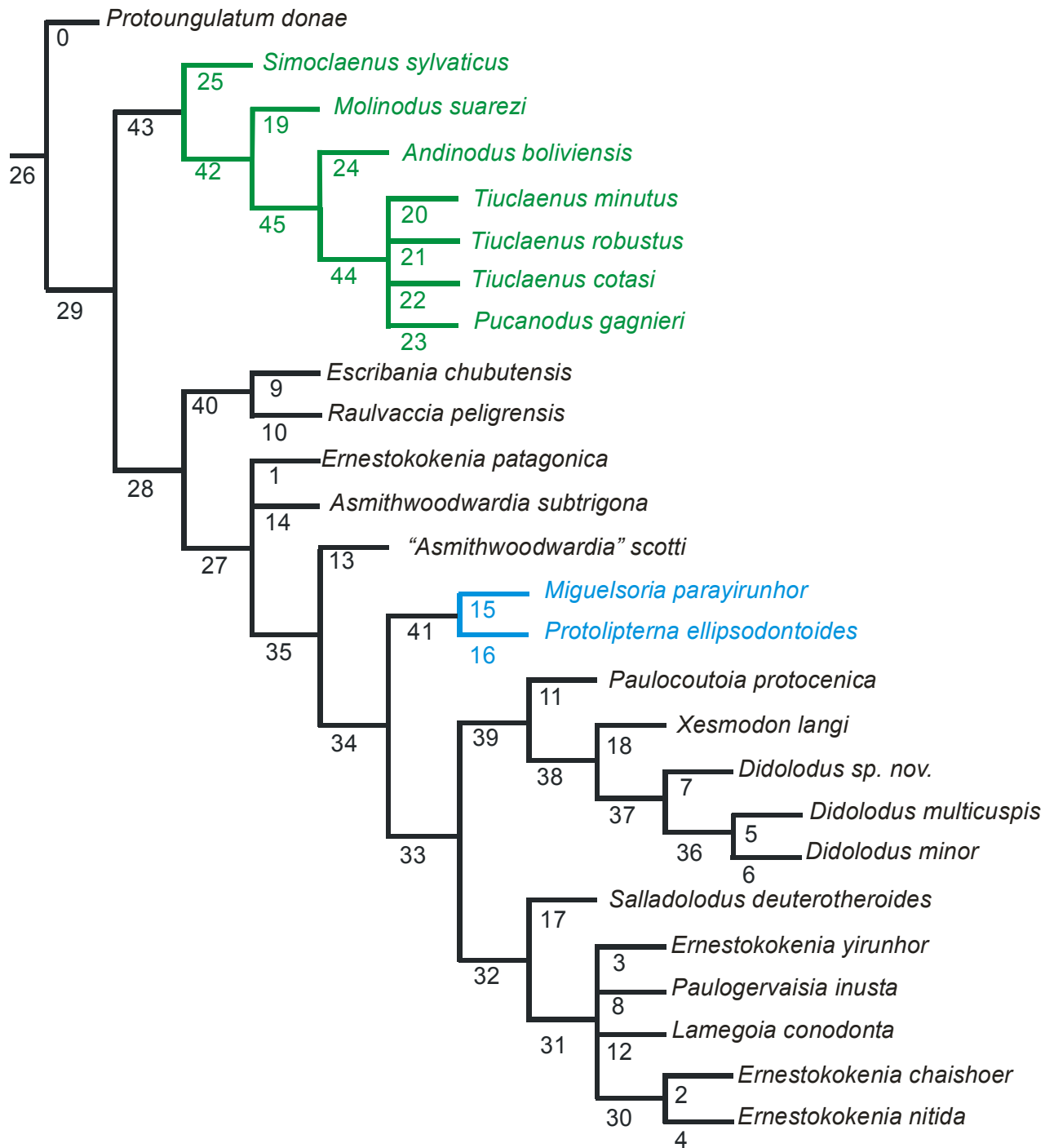


Figura 5.b.1.: Cladograma de consenso estricto (L: 241 obtenido a partir de doce árboles más parsimoniosos (L:234) Sobre el árbol se han numerado los nodos a los que se hace referencia en el texto.

El otro gran grupo corresponde a los Didolodontidae + Protolipternidae, a partir del nodo 28, que presenta valores de soporte de Bremer absoluto de 7 y relativo de 74. En ambos casos, constituyen los valores de Bremer más altos dentro del clado. El nodo 28 presenta 7 sinapomorfías que corresponden a: el tamaño subigual del paracono y metacono en el M2 (14); la presencia de una cúspide sobre el precíngulo o protostilo (18); la posición más elevada de la extremidad lingual del postcíngulo respecto al precíngulo (23); la presencia de hipocono en el M1 y M2 (26); la posición de los cónulos más próximos a una posición media del diente (29); el contacto de la crista postmetaconular y el postcíngulo en posición labial (33); y el tamaño similar del ancho del trigónido respecto al talónido (47), carácter que en general muestra un incremento en el ancho del talónido en formas más modernas.

Cabe destacar que los caracteres 14, 18 y 33 sufren, en determinados taxones reversiones, y el carácter 47 modifica su estado en los nodos 30 y 39. De este modo, los caracteres 23, 26 y 29 son los únicos compartidos efectivamente por todos los integrantes del nodo que reúne a los Didolodontidae + Protolipternidae.

Los Didolodontidae constituyen, en el presente cladograma de consenso, un grupo parafilético, tal como se ha mencionado en análisis previos (Muizon y Cifelli, 2000). Sin embargo, y aunque no sea el criterio seguido en el presente análisis, los didolodóntidos serían un grupo monofilético si se asume la invalidez de los Protolipternidae en el sentido de Soria (2001). El nodo 40 incluye a *Escribania chubutensis* y *Raulvaccia peligrensis*, considerados originalmente como Mioclaenidae Kollpaniinae (Bonaparte *et al.*, 1993), e identificados posteriormente como Didolodontidae por la presencia de caracteres avanzados respecto a dichas formas (Gelfo, 1999; 2004a), criterio que se ratifica en el presente análisis por las siguientes sinapomorfías: cíngulo anterior y posterior internamente cóncavo (caracteres 17 y 19 respectivamente); el desarrollo de cónulos grandes (28); y la presencia de un entocónido en el m1-2 de tamaño similar al hipoconúlido (63). La posición basal y aparentemente primitiva de estas formas es concordante con la mayor antigüedad de los taxones peligrenses respecto al resto del grupo de estudio. Este clado presenta un soporte de Bremer absoluto y relativo de 2 y 50, respectivamente, lo que corresponde a valores altos en función de los otros grupos recuperados en el análisis.

El nodo 27 presenta una tricotomía conformada por *Ernestokokenia patagonica*, *Asmithwoodwardia subtrigona* y la rama que conduce al nodo 35, que incluye al resto de las formas. Los Protolipternidae *Miguelsoria* y *Protolipterna* conforman un grupo monofilético sustentado por el nodo 41. *Asmithwoodwardia* no ha sido considerado como un verdadero Protolipternidae, ni siquiera como un verdadero Litopterna, debido solo a la falta de elementos que justifiquen dicha asignación. Cifelli (1983b) ubica al género *Asmithwoodwardia* con ciertas dudas entre los Protolipternidae, pero posteriormente se lo ha considerado sin más discusiones como perteneciente a los Litopterna (Muizon y Cifelli, 2000). El criterio de la posible asignación (Cifelli, 1983a) se fundamentó en la ausencia de hipocono en el M3 de *A. scotti*. Sin embargo, esta cúspide se encuentra presente en el material tipo del género: *A. subtrigona*. La omisión de Cifelli (1983b) se debe a la incertidumbre sobre la ubicación en la serie dentaria del molar superior asignado al tipo; el mismo correspondería, según Simpson (1948), a un M2 o un M3, pero según Paula Couto (1952a) a un M1 o M2. Por otra parte no se conocen elementos tarsales asociados a *Asmithwoodwardia* ni elementos que puedan ser reasociados con técnicas de regresión y abundancia relativa de restos, como en el caso de *Miguelsoria* y *Protolipterna* (Cifelli, 1983b). Si bien Ameghino (1901) refiere un astrágalo que podría considerarse de tipo “litopternoide” a *Asmithwoodwardia subtrigona*, no especifica los criterios de dicha asignación ni indica la procedencia del hallazgo. Desafortunadamente, este material no ha sido localizado para su estudio. Los nuevos materiales dentales incorporados en el presente análisis permiten interpretar correctamente el tipo como un M3 izquierdo, así como diferenciar a nivel genérico “*Asmithwoodwardia*” *scotti* y *A. subtrigona*. Tanto el análisis realizado sin pesos implicados como el de pesos recuperan cladogramas de consenso estricto en donde *Asmithwoodwardia* constituye un género polifilético.

El nodo 41 agrupa a *Miguelsoria* y *Protolipterna*, considerados como Protolipternidae (Cifelli, 1983b). Este clado, si bien presenta un valor de soporte de Bremer absoluto de 1, tiene un valor de Bremer relativo de 50. La monofilia de este grupo se encuentra sustentada por 8 caracteres, de los cuales solo 1 es de origen dental y corresponde al mayor tamaño del paracono respecto del metacono en el M2 (14). Los restantes corresponden a caracteres tarsales que se comentan más

adelante en relación al análisis con pesos implicados, y corresponden a 78, 79, 81, 82, 85, 86, y 87. Esto demuestra que la validez de los Protolipternidae, considerados originalmente como un plesión (Cifelli, 1983a), se encuentra sustentada mayoritariamente en las reasociaciones de elementos postcraneales (Cifelli, 1983b; Bergqvist, 1996).

El resto de las formas de Didolodontidae quedan agrupadas a partir del nodo 33 en dos grandes clados, de los cuales el sustentado por el nodo 39 es el mejor resuelto y el que presenta valores de soporte de Bremer más altos, siendo el valor absoluto y relativo de 1 y 33, respectivamente para el nodo 39. Dentro de este grupo, el clado mejor soporte corresponde al nodo 37, que reúne al género *Didolodus* con valores de Bremer absoluto de 2 y de Bremer relativo de 50 (figura 5.b.I.). El género *Didolodus* constituye un grupo monofilético sustentado por 4 sinapomorfías correspondientes a: una cúspide en el precíngulo de tamaño grande (18); la ausencia de una crista premetaconular (30); una centrocrista proyectada labialmente (38); y un mesostilo grande y voluminoso (39).

El otro gran grupo a partir del nodo 32 muestra bajos valores de soporte de Bremer, 1 y 14, para el absoluto y el relativo respectivamente. En este clado, *Salladolodus* aparece como grupo externo de una politomía en el nodo 31. Este último se encuentra conformado por *Ernestokokenia yirunhor*, *Paulogervaisia inusta*, *Lamegoia conodonta* y el nodo 30 conformado por *Ernestokokenia chaishoer* y *E. nitida*. El género *Ernestokokenia* es claramente polifilético en este análisis. Su extensión refleja en este cladograma, como en el realizado a través de pesos implicados (figuras 5.c.I. y 5.c.II.), tanto la presencia de distintos linajes, así como la construcción de especies basadas únicamente en elementos aislados, como por ejemplo la dentición superior en el caso de *E. patagonica*. Este último taxón se encuentra pobremente representado, sólo por dos molares superiores. Su validez se mantiene de modo provisorio en el presente análisis. Las sinapomorfías del nodo 30 que justifican la monofilia de *E. chaishoer* y *E. nitida* corresponden a la presencia de una cúspide sobre el postcíngulo en el M1-2 (21); la reducción del tamaño de los cónulos en los molares (28), y la presencia de un trigónido más angosto que el talónido en los m1-2 (47). Al igual que en los nodos 31, 32 y 33, este nodo (30)

colapsa con el consenso con árboles que estén un valor debajo del óptimo. Sin embargo, el valor de Bremer relativo es de 25.

5.c. Análisis filogenético utilizando pesos implicados

El análisis de la matriz utilizando la metodología de pesos implicados ha permitido, a diferencia del análisis anterior, recuperar seis árboles con una longitud mínima de 236 pasos, uno de los cuales se observa en la figura 5.c.I., y cuyo consenso estricto presenta una longitud de 246, como se muestra en la figura 5.c.II. Los valores de este árbol de consenso corresponden a un índice de consistencia de 0.516, el índice de retención es 0.679, el índice de consistencia re-escalado 0.376, y el calculado sin autapomorfías 0.500. Los valores de soporte de Bremer absoluto y relativo buscando árboles subóptimos de hasta 50 pasos más que el árbol de consenso estricto. Todos estos datos se resumen en el cuadro de la figura 5.c.III. El listado completo de las sinapomorfías que sustentan los nodos se brinda en el Anexo: 10.b.II. y 10.b.III.

El clado Panameriungulata, propuesto por Muizon y Cifelli (2000) para reunir a los Mioclaenidae + Didolodontidae + Litopterna, corresponde al nodo 32 en la figura 5.c.I. y al nodo 31 de la 5.c.II. Si bien los Panameriungulata presenta valores de soporte de Bremer altos en el análisis anterior y en el presente, no se encuentra sustentado por ninguna sinapomorfía. Estos resultados no deben ser considerados como una refutación determinante, ya que es posible que estén influidos por la no inclusión de Mioclaenidae Mioclaeninae, y en particular de otros “ungulados” del Paleógeno sudamericano. Por otra parte, también es importante tener en cuenta que en la propuesta original del Orden Panameriungulata no se ha considerado más que una mínima fracción de los Litopterna, los Protolipternidae, cuya pertenencia a los Litopterna ha sido incluso cuestionada (Soria, 2001).

Considerando el árbol de consenso estricto obtenido a través de la técnica de pesos implicados, puede observarse que el clado de los Kollpaniinae en el nodo 41, (con un valor soporte de Bremer relativo de 88) aparece como un grupo monofilético, y muestra prácticamente resueltas todas sus relaciones, a diferencia de los árboles de consenso estricto presentados en análisis previos, donde éstos aparecían como un

grupo parafilético y conformando una politomía no resuelta (Muizon y Cifelli, 2000; Gelfo, 2004a). Los Kollpaniinae aparecen definidos por cinco sinapomorfías, de las cuales cuatro son las mismas que las recuperadas en el análisis realizado sin la aplicación de la técnica de pesos implicados (caracteres 59, 69, 70, 71), a excepción del carácter 68, que no constituye aquí un carácter derivado, y la incorporación del 58 como sinapomorfía. Este último corresponde a la expansión distal del margen posterior del metacónido, el cual invadiendo la cuenca del talónido.

Simoclaenus sylvaticus y *Molinodus suarezi* corresponden a los taxones más externos de los Kollpaniinae. Sin embargo, esto contrasta con los comentarios realizados oportunamente por Muizon y Cifelli (2000), quienes destacaron la mayor similitud de estas formas con los didolodóntidos. A partir del nodo 43 se encuentran el resto de las formas, de las cuales *Andinodus boliviensis* surge como grupo externo, probablemente a causa de la escasez de datos, ya que solo se conocen un par de restos mandibulares preservando los dos últimos molares. La politomía existente en el análisis anterior que incluía a las especies de *Tiucclaenus* y a *Pucanodus gagnieri*, presenta ahora una mejor resolución, aunque no del todo satisfactoria desde el punto de vista de las relaciones.

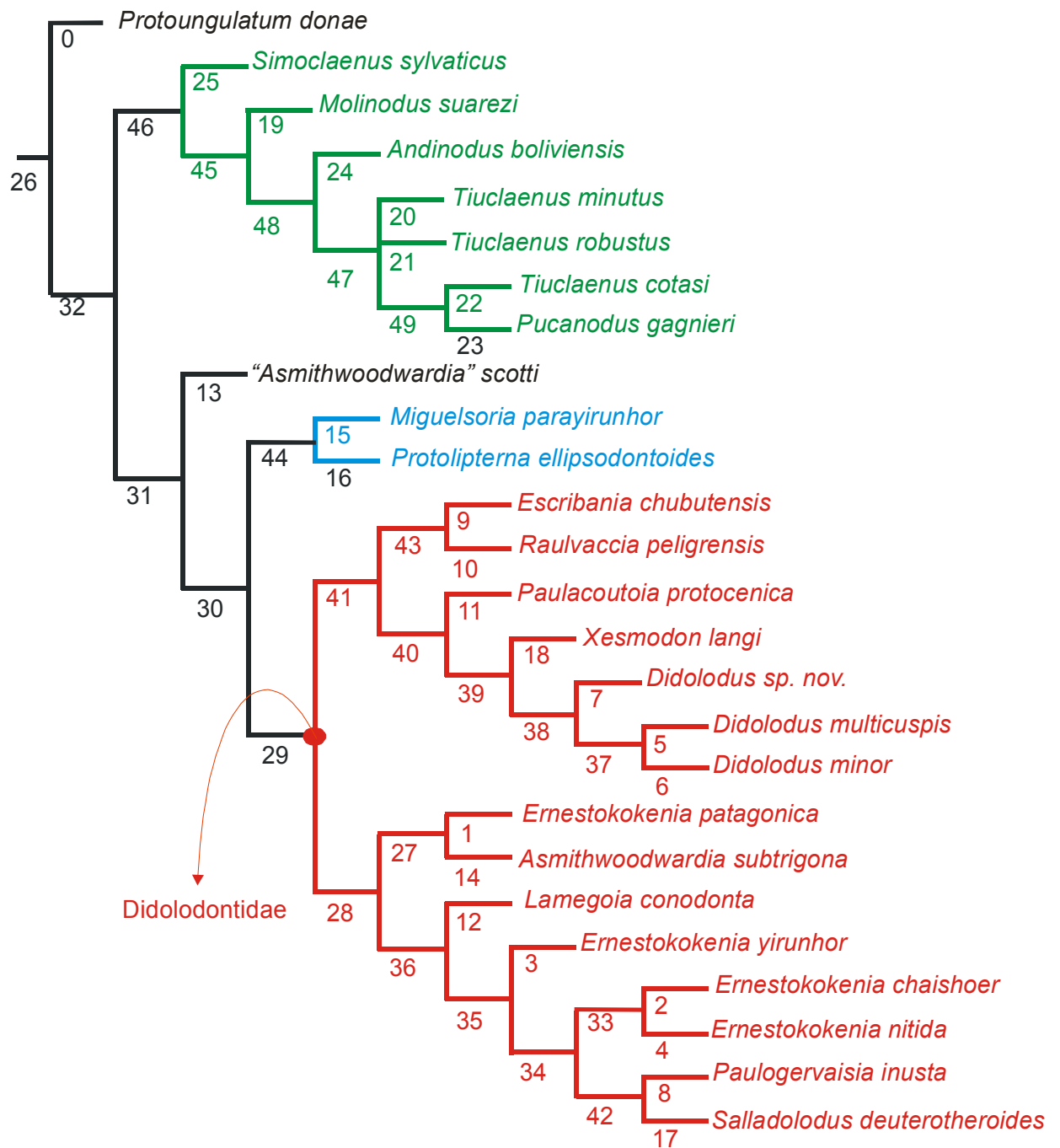


Figura 5.c.I.: Uno de los seis árboles más parsimoniosos (L: 236) obtenidos a través de la técnica de pesos implicados. Se indican los nodos de referencia en el texto.

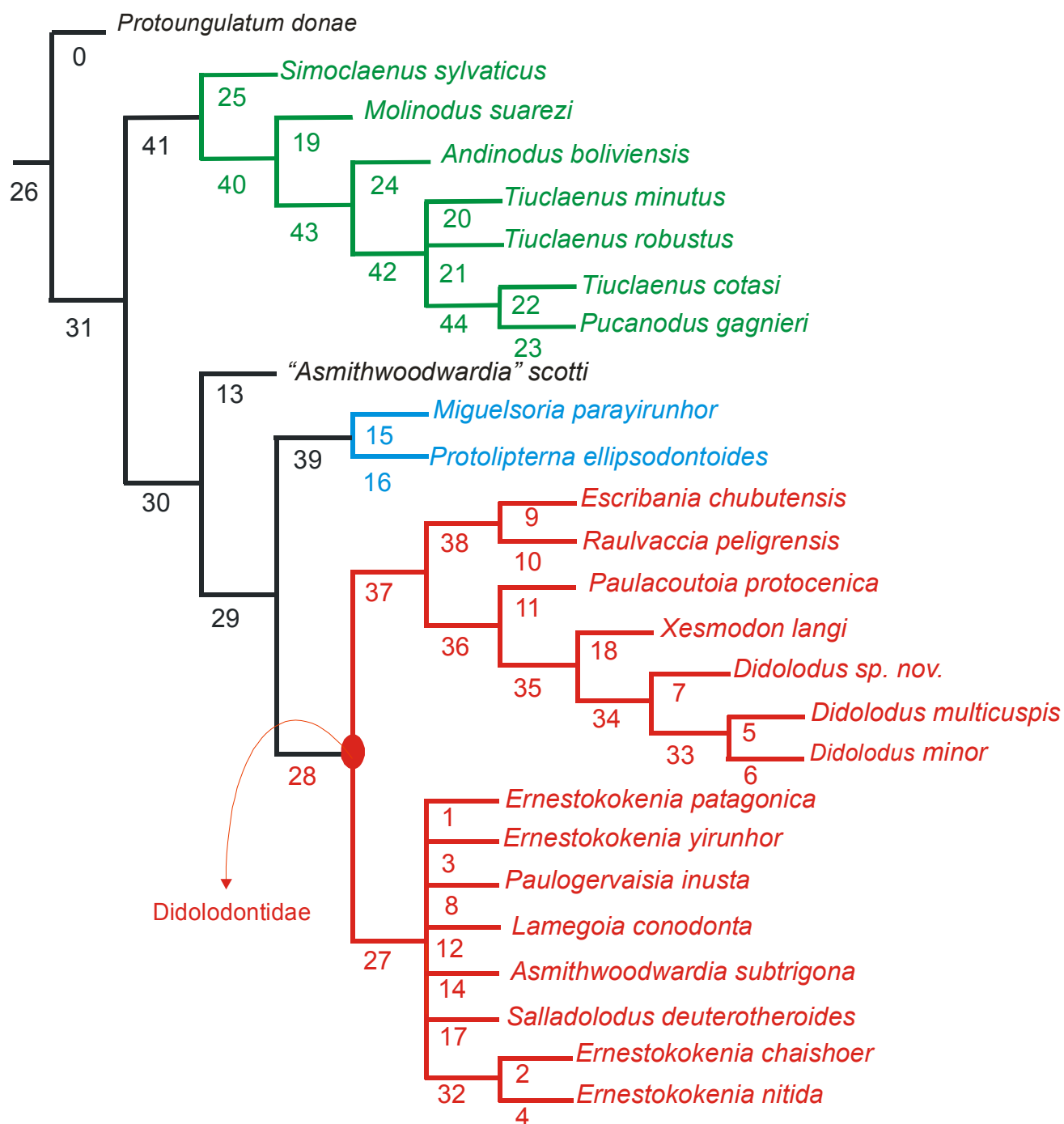


Figura 5.c.II.: Cladograma de consenso estricto (L:246) de los seis árboles (L: 236) más parsimoniosos obtenidos a través del uso de pesos implicados. Se indican los nodos de referencia en el texto.

El nodo 42 muestra una tricotomía de donde surgen *Tiuclaenus minutus*, *Tiuclaenus robustus*, y el nodo 44 que reúne a *Pucanodus gagnieri* y *Tiuclaenus cotasi*. Este clado transforma al género *Tiuclaenus* en parafilético, a menos que *Pucanodus* sea reconsiderado como un sinónimo junior de *Tiuclaenus*. Sin embargo, este clado se encuentra sustentado por una única sinapomorfía correspondiente al tamaño similar entre el ancho del trigónido y del talónido en el m1-m2 (47), el cual presenta cierta variabilidad en estas formas.

Los Didolodontidae son recuperados en el presente análisis como un grupo natural a partir del nodo 28, que se encuentra sustentado por las siguientes sinapomorfías: un M3 más ancho que un M2 (10); desarrollo de hipocono en el M3 (27); la ausencia de postmetacristida en el m3 (72); faceta maleolar media del astrágalo extendida sobre la cabeza pero con la porción distal recurvada medialmente (80); y la presencia del surco latero-posterior que parte del foramen astragalar (84). Los Didolodontidae comprenden dos grandes clados definidos a partir del nodo 37 y el nodo 27. Este último nodo es el que muestra mayores problemas en la resolución de las relaciones filogenéticas; una de las seis soluciones posibles de dicho nodo se observa en la figura 5.c.l. De estos dos grandes agrupamientos, el nodo 37 presenta una buena resolución de sus nodos internos, incluye un clado conformado por los didolodóntidos peligrosos *Escribania* y *Raulvaccia*, diferenciándose del análisis anterior (sin pesos implicados) donde fueron recuperados como el grupo más externo entre todos los Didolodontidae + Litopterna Protolipternidae. Este clado se encuentra sustentado por las siguientes sinapomorfías: un metacono ubicado más lingual que el paracono en el M2 (15); la morfología internamente cóncava del precíngulo (17) y del postcíngulo de los M1 y 2 (19); y el importante desarrollo del parastilo en el M1 y 2 (34). El nodo 36, por otra parte, coincide exactamente con el 39 recuperado en el análisis precedente. Reúne a *Paulacoutoia protocenica*, *Xesmodon langi* y las tres especies de *Didolodus*.

Paulacoutoia protocenica es uno de los taxones bien definido a partir de los siguientes caracteres derivados: la ausencia de paraconulo en el P4 (6) –que corresponde a una reversión–; la dirección de la postmetacristida proyectada lingualmente en los M1 y 2 (37); el mayor tamaño del entocónido respecto al

hipoconúlido en los m1 y 2 (63); el desarrollo del hipocónido por delante del hipoconúlido e invadiendo la cuenca del talónido tanto en el m1 como en el m2 (69) y en el m3 (70); la sínfisis mandibular no fusionada (73); y el escaso desarrollo de la crista preparaconular en relación con el precíngulo (32). La presencia de una sínfisis no fusionada en *Paulacoutoia* contrasta con la sínfisis fusionada de *Didolodus multicuspis*.

Xesmodon langi también se encuentra definido por sinapomorfías, una de las cuales constituye una reversión, el ancho similar del M3 y el M2 (10); mientras que el tamaño del paracono es mayor al del metacono en el M2 (14).

Nuevamente las especies del género *Didolodus* se mantienen como un grupo monofilético a partir del nodo 34, sustentado por las siguientes sinapomorfías: presencia de una cúspide sobre el precíngulo (18); el desarrollo de la crista premetaconular (30); la proyección labial de la centrocrístida (38); y el desarrollo de un gran mesostilo (39). La dirección en la cual se proyecta la preparacrista parece diferenciar *Didolodus* nov. sp. del nodo 33, definido por la proyección mesiodistal de la mencionada crista (36). Sin embargo, es importante destacar que en el presente análisis solo *D. minor* se encuentra definido por una autapomorfía vinculada con el desarrollo del metacono en el P4 (7). Este carácter define a este taxón en todos los árboles analizados en el presente trabajo, con y sin la aplicación de pesos implicados.

El resto de los didolodóntidos, a partir del nodo 27, se encuentran sustentados por la presencia de metacónulo (5) y metacono (7) en el P4, y la reducción de la crista postmetaconular (33), y el tamaño reducido del paracónido del p4 (45). Este último carácter constituye una reversión, ya que el mismo se encontraba ya presente en *Protoungulatum*, *Simoclaenus*, *Molinodus* y *Pucanodus*.

Este nodo, sin embargo, muestra en el cladograma de consenso estricto una politomía que reúne a *Paulogervaisia inusta*, *Salladolodus*, *Lamegoia conodonta*, *Asmithwoodwardia subtrigona*, *Ernestokokenia patagonica*, *Ernestokokenia yirunhor*, y el nodo 32 conformado por *Ernestokokenia nitida* y *E. chaishoer*. Este clado reúne a dos especies de *Ernestokokenia*, tal como aparece también en el cladograma de consenso estricto sin pesos implicados. Si se comparan los caracteres que definen los nodos en ambos cladogramas, solo comparten dos sinapomorfías correspondientes a

la presencia de una cúspide accesoria extra al hipocono sobre el postcingulo del M1 y M2 (21), y el ancho mayor del talónido respecto del trigónido en los m1 y m2 (47).

Como en el análisis precedente, los Protolipternidae se mantienen como un grupo estable, al igual que en el cladograma de consenso obtenido sin pesos implicados. En este caso ubicado en el nodo 39 y sustentado por ocho sinapomorfías: el paracónido muy pequeño en relación al metacónido y unido íntimamente a su base (55); la ausencia de foramen astragalar (78); la tróclea astragalar en forma de carretel, con el cuello alargado y poco diferenciado de la cabeza astragalar (79); la extensión dorsal y ventral de la faceta navicular del astrágalo sobre el cuello (81); la falta de expansión medial de la cabeza astragalar (82); la presencia de un surco transversal en la tuberosidad del calcáneo, delimitado a la región de inserción del tendón de Aquiles (85); el alargamiento de la región anterior del cuello del calcáneo que presenta una faceta de contacto con el cuboides oblicua (86); y la faceta sustetacular del calcaneo antero-posteriormente cóncava. Con excepción del único carácter dental que define el nodo (55), el resto de los caracteres también constituyen sinapomorfías en el cladograma de consenso del análisis sin pesos implicados. En este último, por el contrario, aparece otra autapomorfía dental referida al mayor tamaño del paracono respecto al metacono en el M2 (14). Esto se condice con las observaciones en relación a la dificultad de definir a los Protolipternidae sobre la base de caracteres dentarios ya planteado por otros autores (Cifelli, 1983a; Bergqvist, 1996). Sin embargo como se discute más adelante, si se confirmara la presencia de un tarso de tipo "litopternoide" para los didolodóntidos, tal como implícitamente postuló Ameghino (1901) y explícitamente Soria (2001), la artificialidad de los Protolipternidae y probablemente la de los Megadolodinae, sería puesta de manifiesto, y su sustento a través de elementos tarsales carecería de sentido, siendo la única alternativa incluir al conjunto de los Didolodontidae como una familia dentro de los Litopterna, o clasificarlos dentro de las familias ya conocidas, invalidando incluso el nombre "Didolodontidae".

A pesar de la falta de caracteres dentales que los definan como clado, los Protolipternidae sí se encuentran definidos a nivel específico por varias sinapomorfías dentales. *Miguelsoria parayirunhor* presenta un tamaño del paracónulo y metacónulo

grande en los molares (28); la reducción de las crestas premetaconular (32) y postmetaconular (33). *Protolipterna ellipsodontoides* se encuentra definido por la reducción del tamaño del paraconúlo en el P4 (6); la presencia de un M3 tan ancho como el M2 (10); la posición más lingual del metacono respecto del paracono en el M2 (35); y el breve desarrollo del cingúlido labial en el M3 pero interrumpido labial al hipocónido (52).

Tal como se observó en el análisis sin la aplicación de pesos implicados, "*Asmithwoodwardia*" *scotti* no aparece vinculado directamente con *A. subtrigona* y queda en una posición muy basal en el presente análisis, como grupo externo de los Protolipternidae. Van Valen (1988) mencionó ya las diferencias entre *A. scotti*, a quien consideró como más primitiva, y *A. subtrigona*. Sin embargo, otros autores no descartaron las diferencias entre estas especies, haciendo por lo común una referencia a nivel genérico pero incluyendo en realidad solo a "*Asmithwoodwardia*" *scotti* (Cifelli, 1993; Muizon y Cifelli, 2001). Esto se debe básicamente al desconocimiento de restos atribuibles a *A. subtrigona*. En este sentido, los resultados de los análisis aquí realizados corroboran inferencias previas sobre la existencia de diferencias muy importantes entre ambos taxones (Gelfo y Tejedor, 2004), en contraste de las consideraciones de otros autores (Paula Couto, 1952a; Cifelli, 1983a; McKenna y Bell, 1997). Debido a que la especie de Patagonia, *A. subtrigona*, tiene prioridad, se debería plantear un nuevo género para el taxón de Itaboraí. "*Asmithwoodwardia*" *scotti* solo queda definido por un único carácter correspondiente a la cara interna cóncava del postcingúlido (20). Por otra parte *A. subtrigona* que se ubica además a varios nodos de distancia, queda definida por las siguientes autapomorfías: el ancho similar en el M3 y M2 (10); el desarrollo de las crestas premetaconulares (30), que se proyecta entre el paracono y el parastilo (32); la presencia de la cresta postmetaconular (31) que contacta al postcingulo en posición labial (33); un p4 sin desarrollo de cingúlido anterior (42), con metacónido menor al protocónido (43) y ubicado distolingualmente (44), con talónido bien desarrollado y abierto lingualmente (46), m1 y m2 con entocónido mayor que el hipoconúlido (63), y con desarrollo de una breve entocrístida en todos los molares (67) y (68). Todos estos caracteres justifican la separación de ambos taxones en dos géneros distintos.

En síntesis, los Protolipternidae, restringidos a los géneros *Miguelsoria* y *Protolipterna*, quedan fundamentalmente definidos por caracteres postcraneales y no incluirían a ninguna de las especies consideradas previamente como *Asmithwoodwardia*. En efecto, solo una de las 8 sinapomorfías que definen a este clado en los cladogramas de consenso con y sin la aplicación de pesos, es de origen dental, e incluso no corresponde al mismo carácter en ambos árboles de consenso.

El nodo 32 reúne a dos de las cuatro especies de *Ernestokokenia*. *E. nitida* y *E. chaishoer* se encuentran definidos por la presencia de una cúspide sobre el precíngulo grande (18); la presencia de una cúspide sobre el postcíngulo en los M1 y M2 (21); y la reducción del ancho del trigónido respecto del ancho del talónido (47). En este cladograma, el género *Ernestokokenia* no resulta un grupo natural, ya que las restantes especies quedan en una politomía en el nodo 27 con el resto de los didolodóntidos. Uno de los seis árboles más parsimoniosos de los producidos con pesos implicados (figura 5.c.l.) resuelve la politomía produciendo los siguientes agrupamientos: en el nodo 33, nuevamente *E. nitida* y *E. chaishoer*, cuyo grupo hermano se encuentra conformado por el nodo 42 donde aparecen *Paulogervaisia inusta* y *Salladolodus deuteroteroides*. Ambos clados reunidos en el nodo 34 se encuentran sustentados por la centrocrista proyectada labialmente (38), la presencia de un pequeño mesostilo (38), y la ausencia del paracónido en el m1 y m2 donde la paracrístida tiende a contactar directamente al metacónido (54).

Ernestokokenia yirunhor se encuentra como grupo hermano del nodo 34 y por consiguiente muy próximo al nodo 33. Pero *Ernestokokenia patagonica* y *Asmithwoodwardia subtrigona* aparecen como un grupo natural en el nodo 27, que se encuentra definido por el desarrollo de la crista premetaconular (30) y la postparaconular (31). La validez del género *Ernestokokenia*, cuya similitud con *Asmithwoodwardia subtrigona* fuera ya destacada por Simpson (1948), fue cuestionada por Van Valen (1978) quien lo consideró como sinónimo junior de *Asmithwoodwardia*, criterio seguido por McKenna y Bell (1997), aunque sin una mayor justificación de la mencionada decisión taxonómica. Sin embargo, otros autores han mantenido ambos géneros separados, si bien sin realizar una discusión sobre la decisión tomada (Cifelli, 1983a, 1993; Muizon y Cifelli, 2000).

En el presente análisis, las especies *Ernestokokenia nitida*, *E. chaishoer* y *E. yirunhor* se diferencian de *A. subtrigona* en los dos cladogramas aquí descriptos por lo cual se mantiene la validez del género *Ernestokokenia*. Puntualmente la validez de *E. patagonica* se pone en duda por su ubicación tan distante en el árbol respecto al resto de las especies del género, y su clara asociación con *Asmithwoodwardia*. No obstante es muy probable que su posición distante refleje un artificio debido a las limitaciones y restricciones inherentes a un taxón fundamentado exclusivamente por escasos caracteres dentales superiores. Su posición se mantiene con dudas a nivel genérico en el presente trabajo, no descartándose la posibilidad de que constituya en efecto una nueva combinación del género *Asmithwoodwardia*, o un nuevo género.

En el siguiente cuadro,

1. L: largo del árbol. IC: índice de consistencia. IR: índice de retención. ICRE: índice de consistencia re-escalado. ICSA: índice de consistencia sin autapomorfías.
2. En este árbol los Didolodontidae constituyen un grupo parafilético, si bien este nodo reúne a todas las formas menos a los Kollpaniinae y *Protungulatum* al igual que el nodo 30 del árbol de consenso obtenido por pesos implicados. En este último, tanto los Protolipternidae como los Didolodontidae constituyen grupos naturales.
3. El nodo 39 del árbol de consenso estricto obtenido sin pesos implicados, y el 36 del árbol de consenso obtenido con pesos implicados, recuperan el mismo clado (*Paulacoutoia protocenica*, *Xesmodon langi*, *Didolodus nov. sp.*, *Didolodus multicuspis*, y *Didolodus minor*).

	PARA-METROS ¹	NODOS	SOPORTE		SINAPOMORFIAS Se indica el carácter y su cambio de estado
			Bremer absoluto	Bremer relativo	
Cladograma de consenso estricto (a partir de 12 árboles más parsimoniosos con L: 235)	L: 241 IC: 0.526 IR: 0.692 ICRE: 0.386 ICSA: 0.510	Panameriungulata (29)	46?	100?	Ninguna
		Kollpaniinae (43)	7	88	59 (0 a 1), 68 (1 a 0), 69 (0 a 1), 70 (0 a 1)
		nodo 28 ²	7	77	14 (0 a 1), 18 (0 a 1), 23 (0 a 1), 26 (0 a 1), 29 (0 a 1), 33 (1 a 0), 47 (0 a 1)
		Protolipternidae (41)	1	50	14 (1 a 0), 78 (0 a 1), 79 (0 a 1), 81 (0 a 1), 82 (1 a 0), 85 (0 a 1), 86 (0 a 1), 87 (0 a 1)
		nodo 39 ³	1	33	13 (2 a 0), 36 (1 a 2), 47 (1 a 2), 53 (1 a 2)
		<i>Didolodus</i> (37)	2	50	18 (1 a 2), 30 (1 a 0), 38 (0 a 1), 39 (0 a 2)
		<i>Ernestokokenia</i> (30)	1	25	21 (0 a 1), 28 (1 a 0), 47 (1 a 2)
Cladograma de consenso estricto (a partir de 6 árboles más parsimoniosos con L: 236) través de la aplicación de pesos implicados	L: 246 IC: 0.516 IR: 0.679 ICRE: 0.376 ICSA: 0.500	Panameriungulata (31)	4.88?	100?	Ninguna
		Kollpaniinae (41)	0.61	55	58 (0 a 1), 59 (0 a 1), 69 (0 a 1), 70 (0 a 1), 71 (1 a 0)
		nodo 30	1.40	62	6 (0 a 1), 7 (0 a 1), 8 (0 a 1), 15 (1 a 0), 23 (0 a 1), 26 (0 a 1), 29 (0 a 1), 32 (1 a 0), 33 (1 a 0), 41 (0 a 1), 44 (1 a 0), 45 (0 a 1), 47 (0 a 1), 73 (0 a 1)
		nodo 36 ³			36 (1 a 2), 47 (1 a 2)
		Didolodontidae (28)	0.11	12	10 (0 a 2), 27 (0 a 1), 72 (1 a 0), 80 (0 a 1), 84 (0 a 1)
		Protolipterniidae (39)	0.25	22	55 (2 a 1), 78 (0 a 1), 79 (0 a 1), 81 (0 a 1), 82 (1 a 0), 85 (0 a 1), 86 (0 a 1), 87 (0 a 1)
		<i>Didolodus</i> (34)	0.25	32	18 (1 a 2), 30 (1 a 0), 38 (0 a 1), 39 (1 a 2)
		<i>Ernestokokenia</i> (32)	0.35	36	18 (1 a 2), 21 (0 a 1), 47 (1 a 2)

Figura 5.c.III.

5.d. La problemática de los Didolodontidae

Una revisión de las escasas hipótesis filogenéticas formuladas anteriormente sobre la familia Didolodontidae muestra que ninguna es totalmente comparable con el presente análisis, puesto que se han considerado en ellas solo algunos taxones y mayoritariamente a nivel genérico. En la propuesta de Cifelli (1983a) se consideró únicamente los didolodóntidos mejor conocidos hasta ese momento. De este modo, la matriz de 14 caracteres dentales y 8 taxones incluía a *Didolodus multicuspis*, *Enneoconus parvidens*, *Paulogervaisia mamma* (aquí considerado sinónimo junior de *P. inusta*), *Paulacoutoia protocenica*, *Lamegoia conodonta*, *Asmithwoodwardia scotti*, *Ernestokokenia yirunhor* y un taxón artificial mencionado como “*Ernestokokenia* spp.” que incluyó las especies casamayorenses: *E. nitida*, *E. trigonalis* y *E. patagonica*. Sin embargo, en el árbol presentado no fue incluido *Ernestokokenia yirunhor*, reflejando solo las relaciones de los 7 taxones restantes. Cifelli (1983a) comparó los Didolodontidae con formas que consideró más primitivas, concluyendo que la morfología primitiva del Mioclaenidae Miocleninae *Litaletes disjunctus* correspondería al morfotipo ancestral de los Didolodontidae y Litopterna. En relación a este último taxón se ha observado que en la dentición de *Litaletes disjunctus* (MLP: calcos de AMNH35883, AMNH 35884 y USNM 9338) existe un P4 sencillo, sin un metacono bien definido; el hipocono se observa como una suave protuberancia del cíngulo posterior en el M1-2, mientras que en el M3 parece estar ausente, continuándose el cíngulo posterior lingualmente al protocono y reuniéndose con el cíngulo anterior; el parastilo se encuentra bien desarrollado y en posición más labial que el paracono; existe un importante desarrollo de cíngulo labial y el paracónulo y metacónulo son pequeñas cúspides sobre la cara labial del protocono. No obstante, la dentición inferior muestra ciertos caracteres avanzados, como un p4 algo más molarizado que el P4, y un talónido en el m1 más ancho que el trigónido.

A pesar de las comparaciones, Cifelli (1983a) no incluyó a *Litaletes* como grupo externo en su análisis, ni ningún otro taxón. Consideró que el nodo Didolodontidae estaría sustentado por una única sinapomorfía correspondiente a la presencia de hipocono en el M3 (*sic.*), lo que llevó a plantear la exclusión de *Asmithwoodwardia scotti* debido la ausencia de esta cúspide. Dentro de los Didolodontidae incluyó dos

grandes clados, el primero conformado por las formas Itaboraienses *Lamegoia* y *Paulacoutoia*, y por otra parte el resto de las formas.

La hipótesis es, sin dudas, un importante avance en el conocimiento de las relaciones de estos ungulados basales, sobre todo si se considera la escasez de propuestas fundamentadas metodológicamente en la literatura de esos años. Con la finalidad de poder realizar comparaciones más equilibradas entre los datos aquí presentados, se analizaron los taxones considerados en el análisis de Cifelli (1983a) y los datos de su matriz, a través de un análisis de parsimonia, con una búsqueda exhaustiva realizada con el programa TNT. Cabe destacar que el programa considera como grupo externo el primer taxón que aparece en la matriz. Considerando a *Asmithwoodwardia scotti* como grupo externo, se obtuvo un único árbol (L: 15) con la misma topología que la propuesta por el autor (figura 5.d.I.)

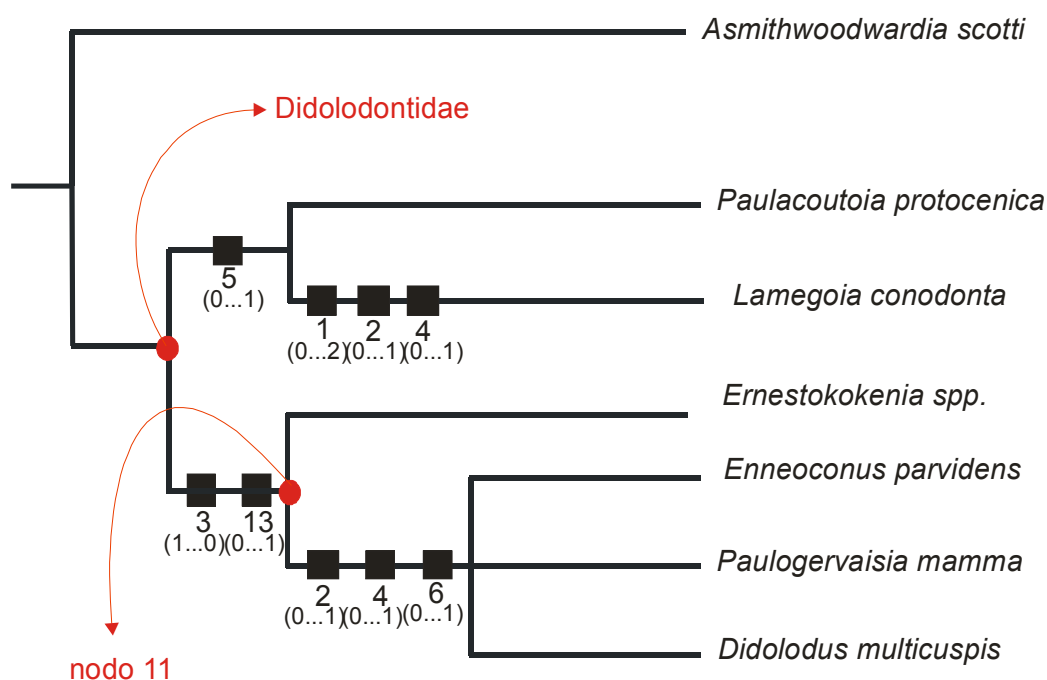


Figura 5.d.I. Cladograma más parsimonioso obtenido a partir del análisis de la matriz de Cifelli (1983b) con las sinapomorfías existentes.

El mismo resultado se obtuvo utilizando pesos implicados. Sin embargo, algunas consideraciones son necesarias. Si se considera cualquier otro de los taxones como grupo externo, *Asmithwoodwardia* forma parte de los Didolodontidae.

Además, la consideración del carácter “presencia de hipocono en el M3” como sinapomorfía de los Didolodontidae, fue descartada. En efecto ningún carácter soporta en realidad el nodo Didolodontidae de la figura 5.d.I., por lo cual la exclusión de “*Asmithwoodwardia*” *scotti* de los Didolodontidae sobre la base del mencionado carácter no parece estar fundamentada a través de la aplicación del principio de parsimonia.

Por otra parte, si se analiza la matriz completa de Cifelli (1983a) –esto es incluyendo a *Ernestokokenia yirunhor* – se obtienen dos árboles de longitud mínima (L: 16) cuyo consenso estricto (L:18) en la figura 5.d.II., muestra una politomía no resuelta. Nuevamente, no existen sinapomorfías que definan el nodo Didolodontidae *sensu* Cifelli (1983a).

Posteriormente Cifelli (1993) analizó con el programa PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) (Swofford, 1989) una matriz de 51 caracteres y 16 taxones considerados a nivel genérico y correspondientes a algunos Didolodontidae y algunos de los Litopterna Protheroitheriidae, Macraucheniidae y Adianthidae. Los caracteres fueron polarizados a partir de comparaciones previas realizadas con “condilartros” de América del Norte (Cifelli, 1983a). En una primera instancia, el autor recuperó 40 árboles de igual longitud, utilizando el criterio de Parsimonia de Wagner (Kluge and Farris, 1969; Farris, 1970), es decir que trata los caracteres como ordenados, de modo tal que la transformación de un carácter en otro implica cambios a través de cualquiera de los caracteres intervinientes en la serie de transformación, y los caracteres pueden revertirse. El consenso estricto de dichos árboles generó una politomía que el autor no describe en su trabajo.

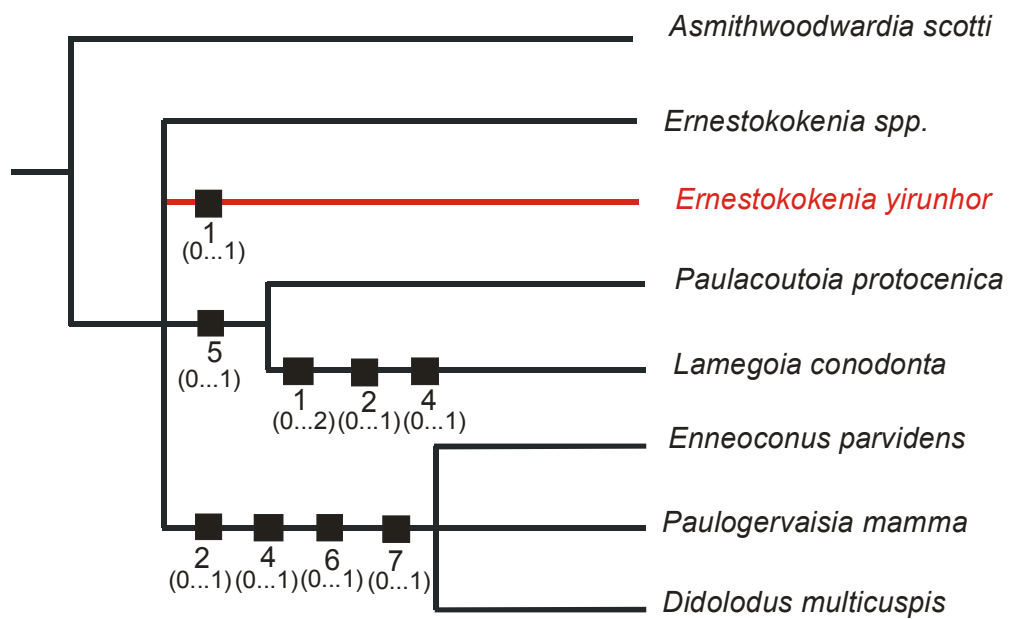


Figura 5.d.II. Cladograma de consenso estricto de dos árboles igualmente parsimoniosos (L:16) obtenido a través del programa TNT. La matriz utilizada corresponde a Cifelli (1983a) pero incluyendo la totalidad de los taxones. Se indican los caracteres sinapomórficos y sus estados. Debajo único árbol más parsimonioso (L:15) para la misma matriz excluyendo *E. yirunhor*

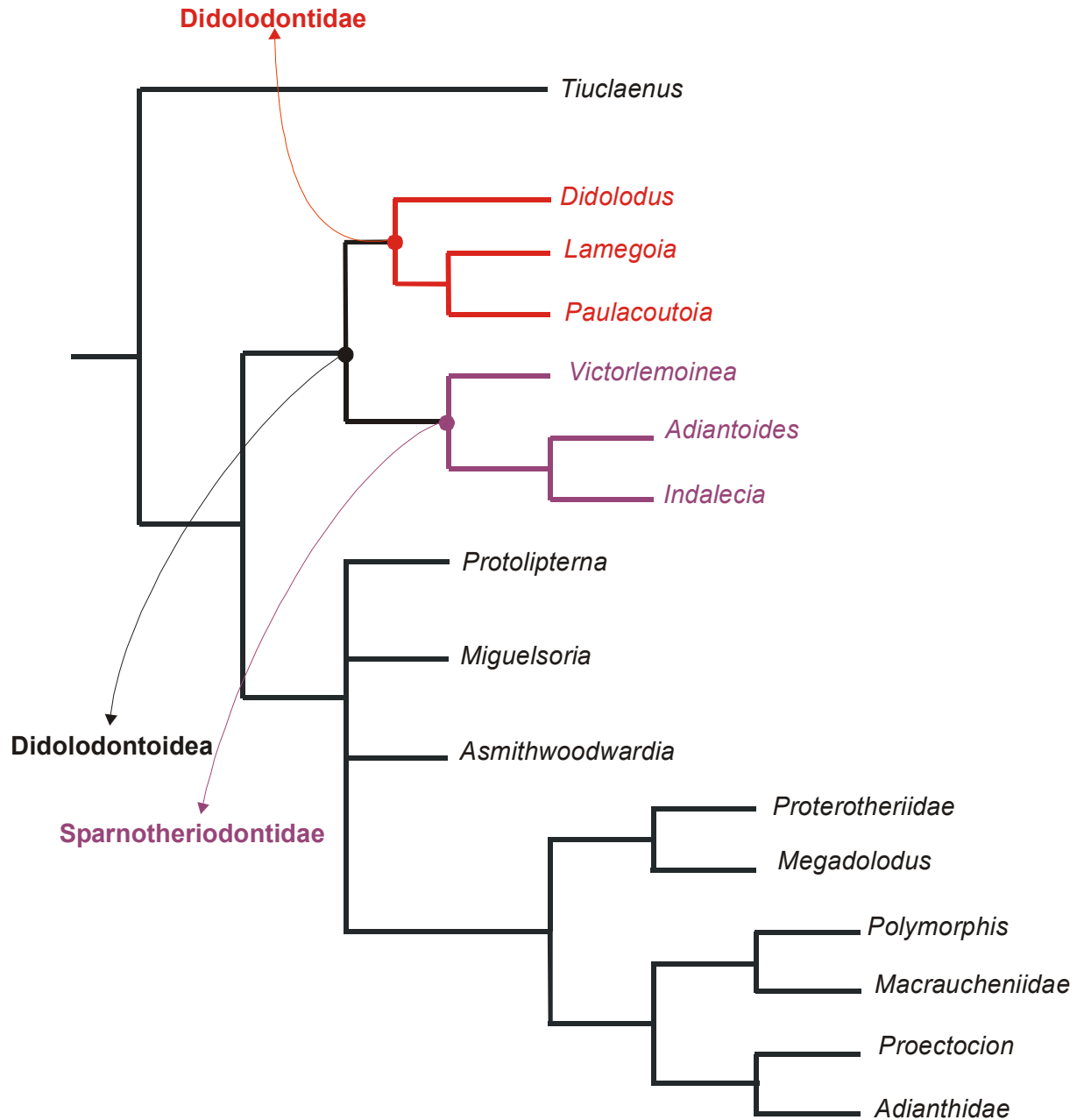


Figura 5.d.III.: Reproducido de la propuesta filogenética de Cifelli (1993) con los nodos cuya validez se discute en el presente trabajo.

Seguidamente, realizó otro análisis donde consideró los caracteres como irreversibles en cuanto a sus transformaciones. Obtuvo de este modo 15 árboles, algo mayores en longitud que para el caso anterior, y de los cuales realizó un consenso estricto del mismo (figura 5.d.III.). Cifelli (1993) enraizó el cladograma con un Mioclaenidae Kollpaniinae, *Tiuclaenus* (correspondiente a la especie *Tiuclaenus minutus*), del Paleoceno de Bolivia en Tiupampa, que es considerado como primitivo para todos los caracteres. En su análisis, el conjunto de ungulados considerado se diferencia del grupo externo por las siguientes sinapomorfías: presencia de hipocono en el M1-2, un paracónido más integrado al metacónido en los molares y el desarrollo de un talónido con cúspides en el p4 (caracteres 48, 18 y 20, respectivamente del apéndice 1 de Cifelli, 1993). Los Didolodontidae se encuentran definidos en este cladograma por tres sinapomorfías correspondientes a la presencia de hipocono en el M3, y dos caracteres pertenecientes al postcráneo, la presencia de un tubérculo peroneal del calcaneo dorsal, y la expansión media de la cabeza del astrágalo (caracteres 22, 45 y 47, respectivamente, de Cifelli, 1993).

Al respecto de los caracteres postcraneales, cabe realizar ciertas consideraciones. En la matriz utilizada se mencionan caracteres astragales de *Didolodus*. Sin embargo, no existen materiales postcraneales encontrados en asociación directa con dientes de Didolodontidae. Las mejores asignaciones que se realizaron corresponden, sin dudas, a *Lamegoia conodonta* y *Paulacoutoia protocenica* (Cifelli, 1983b; Bergqvist, 1996), ya que se encuentran fundamentadas en la abundancia relativa de los materiales, e independientemente en la relación la alta correlación de las medidas de los molares con el tamaño corporal (Kay, 1975; Gingerich, 1977). A partir de estas últimas consideraciones se correlacionaron medidas de elementos tarsales y dentales. Pero este no es el caso de *Didolodus*. Tal como se discutió precedentemente, del conjunto de astrágalos depositados en la colección de Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata como *Didolodus* (MLP 59-II-24-504, MLP 59-II-24-578, MLP 59-II-24-215, MLP 59-II-24-213), de los cuales se desconoce el criterio de tal asignación, ninguno de ellos corresponde con certeza a un tipo de astrágalo “condilartroide”, siendo las mayores semejanzas con los astrágalos de los Notoungulata (Gelfo y Picasso, 2003a). La fuente de información de

Cifelli (1993) parece provenir en realidad de Simpson (1948), quien describe un astrágalo que considera referible a los Didolodontidae, sobre la base de la morfología similar al astrágalo de los Phenacodontoidae. Presumiblemente, este mismo material es el considerado por Cifelli (1983b) como ?*Didolodus* en sus comparaciones, y correspondería al material utilizado para relevar los datos astragales en su posterior análisis (Cifelli, 1993). Este material (AMNH 117457), descrito precedentemente (figura 2.g.l.) corresponde a un astrágalo izquierdo, que recuerda la morfología de aquellos referidos a *Paulacoutoia protocenica* y podrían corresponder a alguna de las especies de *Didolodus* o, en realidad y para ser más preciso a cualquier Didolodontidae de Patagonia, si se corrobora la presencia de un astrágalo “condilartroide” para el conjunto de las formas referidas a la familia. Sin embargo, esto no es algo exclusivo ya que, como se discute más adelante, los Notoungulata también presentan una morfología tarsal primitiva comparable a lo que se observa en los “condilartros” del Hemisferio Norte. De lo explicado se concluye que la asignación de éste material propuesta por Cifelli (1993) no es contrastable, y de hecho no fue considerada en análisis filogenéticos posteriores que sí incluyeron restos postcraneanos reasociados a didolodóntidos. En efecto, Bergqvist (1996; 2002) no tuvo en cuenta al género *Didolodus* en su análisis filogenético, basado exclusivamente en el postcráneo de diversos condilartros del América del Norte y varios grupos de “ungulados” del Paleógeno de Itaboraí. Por otra parte, Muizon y Cifelli (2000), como se explica luego, incluyen un carácter tarsal en su análisis donde se refieren a la expansión transversal de la cabeza del astrágalo, pero dejan una incognita para este carácter en *Didolodus*, de lo cual se infiere que no consideró el material en cuestión en su análisis. Con estas consideraciones, y con la finalidad de evaluar comparativamente la propuesta filogenética de Cifelli (1993), se eliminaron de la matriz los datos referidos a elementos tarsales para *Didolodus*, a fin de contrastar la hipótesis filogenética propuesta y compararla con la aquí presentada.

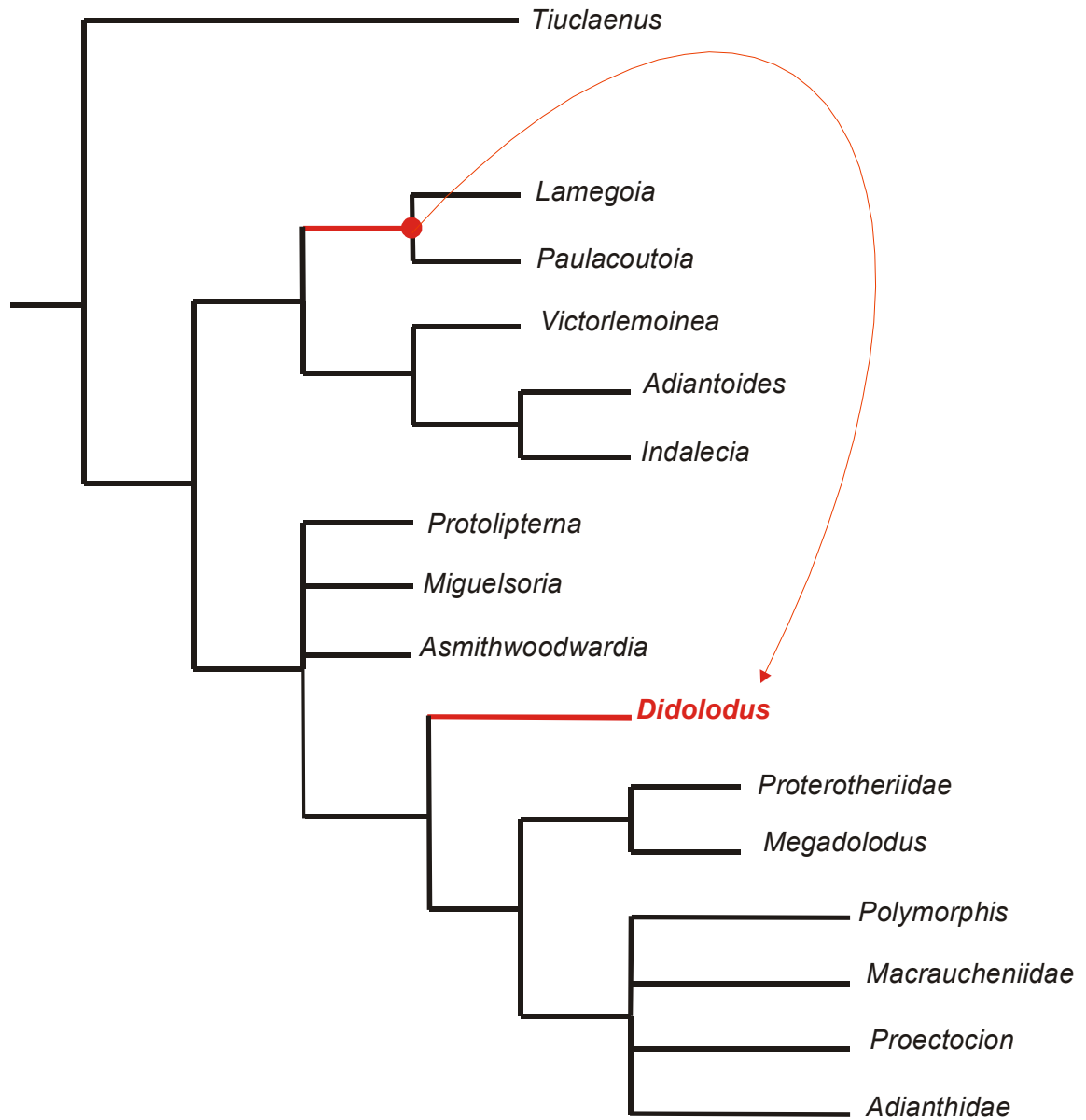


Figura 5.d.IV.: Cladograma de consenso estricto (L:76) de dos árboles igualmente parsimoniosos (L:74), obtenido con el programa TNT utilizando la matriz de Cifelli (1993) corregida (eliminando la información referida al postcráneo de *Didolodus*).

La matriz fue analizada modificando únicamente los datos mencionados correspondientes a los caracteres 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 43, 44, 45, 46 y 47 (Apéndice 1 de Cifelli, 1993), que fueron ahora referidos como entradas faltantes para el género *Didolodus*. La matriz se analizó con el programa TNT sin aplicar pesos implicados y usando este método, tal como se realizó en el presente trabajo.

Se obtuvieron, en el primer caso, dos árboles más parsimoniosos de 74 pasos que generaron un árbol de consenso estricto con una longitud de 76. El rasgo más interesante lo constituye la posición que ocupa ahora el género *Didolodus* (figura 6.a.IV.) Los Didolodontidae, en el sentido de Cifelli (1993), conforman un grupo polifilético. *Lamegoia conodonta* y *Paulacoutoia protocenica* constituyen un grupo natural sustentado por 4 sinapomorfías correspondientes a un talónido del p4 cuspidado, y tres caracteres tarsales (respectivamente 20, 43, 44 y 45 de Cifelli, 1993). Sin embargo, *Didolodus* se ubica como grupo hermano de los Litopterna, mientras que las tres formas referidas por Cifelli (1983a) a los Protolipternidae, *Miguelsoria*, *Protolipterna* y con dudas *Asmithwoodwardia* forman una politomía basal y constituyen al igual que en el análisis de Cifelli (1993), un grupo parafilético.

Realizando sobre la matriz corregida de Cifelli (1993) un análisis utilizando pesos implicados se obtuvo un único árbol de 74 pasos, cuya única diferencia respecto del consenso es la resolución de la politomía que se obtuvo al analizar la matriz corregida sin pesos implicados, conformada por *Polymorphis*, Macraucheniidae, *Proectocion* y Adianthidae (figura 5.d.V.) De este modo, se recuperan los mismos agrupamientos que se obtuvieron en Cifelli (1993), *Proectocion* + Adianthidae conformando un clado, y *Polimorphis* + Macraucheniidae por otro lado.

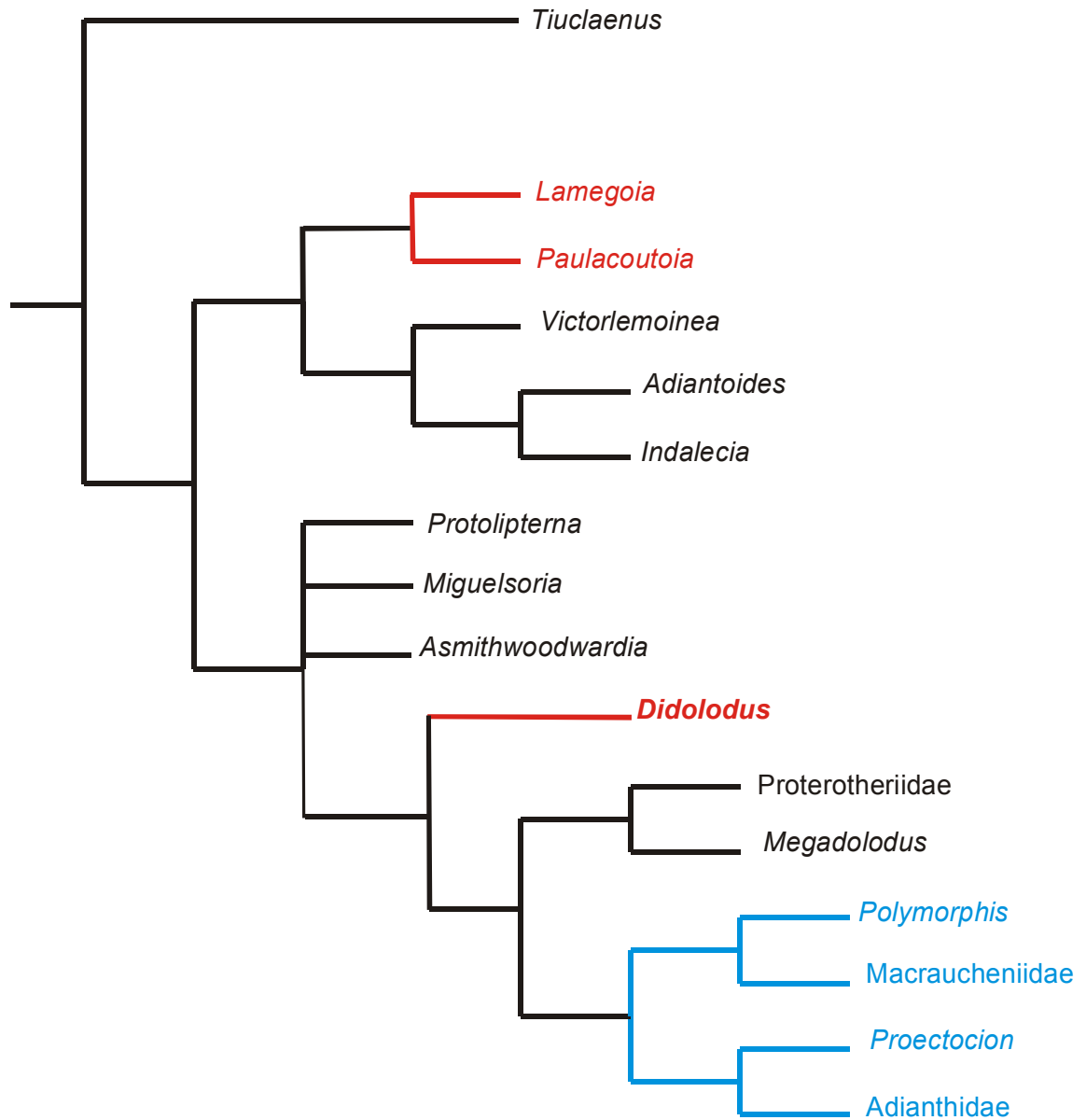


Figura 5.d.V. Único cladograma (L:74), obtenido con el programa TNT a través, utilizando la matriz de Cifelli (1993) corregida (eliminando la información referida al postcráneo de *Didolodus*) y aplicando pesos implicados.

Otra propuesta donde se consideraron las relaciones filogenéticas de los Didolodontidae, corresponde a Muizon y Cifelli (2000). En efecto, constituye un importante avance al analizar las relaciones entre las primitivas formas de los Mioclaenidae Kollpaniinae de Tiupampa y más avanzados “ungulados” sudamericanos, ya que la hipótesis filogenética de Cifelli (1993) solo considera un género del Tiupampense, *Tiuclaenus*. Muizon y Cifelli (2000) consideraron una matriz de 38 caracteres y con 24 taxones genéricos que incluían los “Zhelestidae” como grupo externo, un Periptychidae, siete Mioclaenidae del Hemisferio Norte y seis de América del Sur (Kollpaniinae)², cuatro Didolodontidae *Lamegoia*, *Paulacoutoia*, *Ernestokokenia* y *Didolodus*, y tres Litopterna: *Miguelsoria*, *Protolipterna* y *Asmithwoodwardia* (sic.). La matriz fue analizada a través de una búsqueda heurística implementada a través de PAUP, de donde se obtuvieron 2280 árboles más parsimoniosos con una longitud de 100. En el árbol de consenso estricto obtuvieron un gran politomía que incluía a los Kollpaniinae + *Escribania* + otra rama que reunía a los Didolodontidae como un grupo parafilético y a los Protolipternidae. Los Mioclaenidae, en un sentido amplio, conformaron en su análisis un grupo parafilético. En un cladograma de compromiso del 50% los autores rescataron los Kollpaniinae como un grupo natural. Esto concuerda con los resultados del presente trabajo, donde el árbol de consenso obtenido a través del programa TNT sin la utilización de pesos implicados, muestra a los Kollpaniinae como monofiléticos y sustentados con cinco sinapomorfías. Sin embargo, existe una politomía entre las tres especies de *Tiuclaenus* y *Pucanodus* (nodo 44). Por otro lado, el único árbol obtenido a través de pesos implicados resuelve mejor la anterior politomía, pero genera un grupo natural entre *Pucanodus gagnieri* y *Tiuclaenus cotasi*, conformando el género *Tiuclaenus* un grupo parafilético.

Los autores solo incluyeron taxones a nivel genérico, lo que restringe las comparaciones con el presente análisis realizado a nivel específico. Otras diferencias tienen que ver con los caracteres considerados para el análisis filogenético. Se

² Los autores incluyeron entre los Kollpaniinae a *Escribania chubutensis*, siguiendo las observaciones de Bonaparte *et al.* (1993), y lo consideraron además sinónimo senior de *Raulvaccia peligrensis*. Este último taxón es revalidado en el presente análisis y la pertenencia de *Escribania* a los Didolodontidae ha sido discutida en otra parte de este trabajo, así como en Gelfo (1999; 2004a).

menciona para el género *Didolodus* la presencia de un cíngulo externo interrumpido labial al paracono, y cuando está presente es débil (carácter 8, estado 3 de Muizon y Cifelli, 2000). Este carácter fue considerado por los autores como derivado *a priori*. Sin embargo en el holotipo de *Didolodus multicuspis* (MACN 10690), así como en otros materiales estudiados (por ejemplo MLP 61-VIII-3-208), el cíngulo labial se encuentra interrumpido labial al mesostilo, encontrándose bien desarrollado a la altura del paracono. Esto se vincula con el importante tamaño del mesostilo el cual interrumpe la continuidad de dicho cíngulo. Contrasta con la codificación realizada en el presente análisis donde se consideró, en primer lugar, cada molar por separado, y un estado distinto que permita discriminar las transformaciones y variabilidad observada en *Didolodus*.

Por otra parte, Muizon y Cifelli (2000) han sugerido la posibilidad de discriminar los Didolodontidae de los primitivos Litopterna sobre la base de una sínfisis mandibular no fusionada o anquilosada, respectivamente (carácter 23 de Muizon y Cifelli, 2000). No obstante, el estado en la sínfisis mandibular de *Didolodus* fue considerado en el presente análisis como anquilosado, sobre la base del espécimen tipo MACN 10689, correspondiente a un fragmento mandibular derecho con los p3-m3, fusionada a una pequeña porción de la rama mandibular izquierda. Lo mismo se observa en otro taxón no considerado por Muizon y Cifelli (2000), *Megacrodon planus*, donde el ejemplar tipo (MLP 12-1732) presenta ambas ramas mandibulares fusionadas en una prominente sínfisis. Esto permitiría sugerir que el estado podría ser una sinapomorfía que reúna a los Didolodontidae + Litopterna. Sin embargo, existen excepciones entre los didolodóntidos si se considera la sínfisis mandibular no fusionada de *Paulacoutoia protocenica* (Gelfo, 2004a). En efecto, en la propuesta filogenética del presente trabajo realizada a través de pesos implicados, la sínfisis mandibular (carácter 73) aparece como fusionada y correspondiente al estado ancestral en todo el nodo 30, a excepción de *Paulacoutoia protocenica* que presenta una reversión (figura 5.c.II).

Otra observación importante tiene que ver con la codificación de caracteres de *Escribania*, donde consideraron la presencia de un entocónido e hipoconúlido connados o fusionados (carácter 33 estado 1 de Muizon y Cifelli, 2000). Este carácter

vincula claramente la morfología del talónido de *Escribania chubutensis* con los Kollpaniinae de Tiupampa (Bonaparte *et al.* 1993; Muizon y Cifelli, 2000). En el presente análisis se han considerado ambas cúspides como bien individualizadas, tal como se observa en el holotipo (UNSJB PV 916) y otros restos asignados a esta especie (MPEF – PV 1860 y MLP 93-XII-10-2). Este estado ocurre tanto en el m1-2 (carácter 65 del presente análisis) como en el m3 (carácter 66 del presente análisis). Además, se ha revalidado el género *Raulvaccia*, considerado por los autores como sinónimo junior de *Escribania*. Respecto a las formas peligrenses, la incorporación al presente análisis de datos sobre la morfología de la dentición superior de *Escribania* y *Raulvaccia* (Gelfo, 1999, 2004a) modifica drásticamente las relaciones filogenéticas de este taxón, alejándolo indudablemente de los Kollpaniinae y ubicándolos como didolodóntidos.

En los análisis filogenéticos de Bergqvist (1996) se consideraron cuatro matrices, las tres primeras incluyendo “Condylarthra”, Notoungulata, Litopterna, y la última considerando en conjunto Astrapotheria, Pyrotheria y Xenungulata. La que corresponde puntualmente a los “Condylarthra” presenta 153 caracteres exclusivamente postcraneales, y 21 taxones que incluyen integrantes de formas del Hemisferio Norte asignadas a los Arctocyonidae, Phenacodontidae, Hiopsodontidae, y Peripitychidae, así como tres taxones de la localidad de Itaboraí: *Paulacoutoia*, *Lamegoia* y *Victorlemoinea*³. Las matrices fueron analizadas a través del programa PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) (Swofford, 1995) considerando los caracteres como ordenados y polarizados sobre la base de comparaciones, y considerando como grupo externo un taxón hipotético. El análisis filogenético donde se evaluaron exclusivamente las relaciones de todos los “ungulados” de América del Sur, produjo un cladograma de consenso estricto (L:558) obtenido de los 1000 más parsimoniosos, donde *Lamegoia* y *Paulacoutoia*, aparecen como parte de una tricotomía junto a *Victorlemoinea* (nodo C5 de la figura 208 de Bergqvist, 1996). Este nodo forma parte de un clado mayor (nodo C4) que reúne a los Didolodontidae +

³ Ver la sección “Relaciones con los Sparnotheriodontidae” para la discusión de la posición sistemática de *Victorlemoinea*.

Victorlemoinea, con algunos Notoungulata de los cuales los cuales *Colbertia*, *Camargomendesia* e *Itaboraitherium*, reunidos en una tricotomía (nodo C6), parecen las formas más próximas. Es importante destacar que la morfología postcraneana analizada presenta a los Notoungulata como un grupo polifilético, lo cual no fue considerado como una refutación de la monofilia de este grupo (Bergqvist, 1996). Los Notoungulata parecen compartir caracteres de la región auditiva (Roth, 1903; Patterson, 1936; Simpson, 1948). Bergqvist (1996) consideró oportuno no rechazar la monofilia de los Notoungulata sobre la base de que el postcráneo respresenta parte de un todo, y sugiere que las autapomorfías del grupo podrían estar restringidas en efecto a la región cefálica. Sin embargo, es interesante destacar que los elementos postcraneales muestran una proximidad muy llamativa con los reasociados a *Lamegoia* y *Paulacoutoia* (Cifelli, 1983b). Como se explica a continuación, esto es de importancia capital si se consideran las incisivas críticas de Soria (2001) sobre la asignación de los elementos tarsales a estos dos taxones, los cuales podrían corresponder según el autor a notoungulados.

Por otra parte, la reasociación de elementos tarsales a distintos Mioclaenidae Kollpaniinae (Muizon *et al.*, 1998) sugiere la presencia de caracteres tarsales comparables entre *Tiuclaenus* y los notoungulados. No obstante, la confirmación de que el resto de un molar superior incompleto, proveniente también de Tiupampa, corresponde en efecto a un Notoungulata⁴ (Muizon *et al.*, 1984; Muizon, 1992) implicaría en todo caso una ancestralidad común de mayor antigüedad, y no necesariamente la inclusión de los Notoungulata en el nodo Panameriungulata.

En cuanto a la ubicación de los Protolipternidae, *Miguelsoria* y *Protolipterna* conforman, en el cladograma de los ungulados sudamericanos así como en el de Litopterna (Figura 208 y 212 respectivamente de Bergqvist, 1996), un grupo natural cuyo grupo hermano se encuentra conformado por *Paranisolambda*. La monofilia de estas formas se corrobora en el presente análisis, habiéndose obtenido en ambos cladogramas de consenso estricto, tanto el obtenido sin aplicar pesos implicados

⁴ Marshall *et al.* (1997) especuló sobre la posibilidad de que dicho diente corresponda a un Monotremata Ornithorhynchidae. El estado del material (MNHN 123) no parece adecuado para determinar la pertenencia a los Henricosborniidae u Oldfieldthomasiidae, pero no parece vincularse con la morfología de *Monotrematum sudamericanum*.

como en donde se aplicaron, los *Protolipterna* como un grupo natural. Sin embargo, la posición alejada de *Lamegoia* y *Paulacoutoia* en el análisis de Bergqvist (1996) parece ser un artificio producto del uso de caracteres tarsales y la no incorporación de datos dentales en el mencionado análisis. Las similitudes en la morfología dental entre estas formas, sobre todo entre *Paulocoutouia protocenica* y *Miguelsoria parayirunhor*, que incluso sobre la base de los caracteres dentales fueron consideradas originalmente como especies de *Ernestokokenia* (Paula Couto, 1952a), no puede ser despreciada.

En el marco del estudio de los *Litopterna* Proterotheriidae, Soria (2001) realizó un novedoso análisis de los Didolodontidae sudamericanos. Desafortunadamente, este trabajo refleja las observaciones del autor hasta 1989, año de su prematuro deceso. Por tal motivo, el análisis de sus conclusiones debe ser ponderado a razón del conocimiento existente hasta la década de 1980, y no en función de la muy posterior fecha de publicación del mencionado trabajo. A diferencia de otros análisis filogenéticos de didolodóntidos (Cifelli, 1983a; 1993; Bergqvist, 1996; Muizon y Cifelli, 2000), la metodología empleada en la sistemática de Soria (2001) ha seguido un programa de investigación distinto de aquel que ha caracterizado las revisiones sistemáticas de las dos últimas décadas del siglo XX. Soria utilizó un criterio ecléctico enmarcado en lo que denominó “sistemática clásica”, siguiendo fundamentalmente las ideas de Simpson (1960) más que las de Mayr (1969); de este modo, dejó de lado las ideas cladistas, particularmente aquellas que denominó “cladística clásica” (Hennig, 1966; Wiley, 1981). Esta aclaración es relevante a la hora de las comparaciones establecidas en el presente estudio, donde sí se ha seguido un criterio cladista, utilizando la convención del principio de parsimonia como criterio de trabajo.

Si bien Soria (2001) realizó un análisis crítico de las asignaciones de elementos tarsales a restos dentarios de las fisuras de relleno de Itaboraí (al menos a la propuesta de Cifelli, 1983b), aceptó la validez de las asignaciones realizadas a *Miguelsoria parayirunhor* y *Protolipterna ellipsodontoides*, aunque no la ubicación sistemática de estos taxones fuera de los Didolodontidae. Estos taxones habían sido apartados de los “condilartros” Didolodontidae y reconocidos como un nuevo grupo de

Litopterna, los Protolipternidae, por diversos autores sobre la base de un único carácter dental que constituiría una sinapomorfía de los Didolodontidae: la presencia de hipocono en el M3 (Cifelli, 1983a), criterio no considerado válido tal como se discutió precedentemente. Esto fue cuestionado por Muizon y Brito (1993) al argumentar la utilización de caracteres plesiomórficos, y que la nueva diagnosis de los Litopterna no incluía caracteres dentarios que permitieran identificarlos, ni distinguirlos de los Didolodontidae. Sin embargo, los Protolipternidae fueron reconocidos como un grupo natural por caracteres de los astrágalos y los calcáneos reasociados (Cifelli, 1993; Bergqvist, 1996), al igual que los resultados de los presentes análisis, tanto para el cladograma de consenso estricto, como en el único más parsimonioso obtenido a través de pesos implicados. Soria (2001) incluyó a *Miguelsoria* y *Protolipterna* entre los Didolodontidae y no como un grupo particular de Litopterna. Este criterio se fundamentó en las estrechas similitudes dentales, y tal como puede observarse en Gelfo (2004a), si sólo se consideran este tipo de caracteres en un análisis filogenético, *Miguelsoria* y *Protolipterna* se ubican en una posición basal conjuntamente con *Asmithwoodwardia*, siendo por consiguiente los Protolipternidae un grupo parafilético, a diferencia de la propuesta de Muizon y Cifelli (2000). Pero tal como se explicó, las argumentaciones de Soria (2001) no tienen un fundamento cladístico, sino que se sustentan en gran medida en las consideraciones de autores previos y las críticas a las asignaciones de elementos postcraneos realizadas por Cifelli (1983b). Según Soria (2001), debido a la ausencia de esqueletos completos y la incertidumbre de las propuestas de asociaciones de elementos postcraneos a dentales para *Didolodus* (Ameghino, 1904), los Didolodontidae (Simpson, 1948), y *Paulacoutoia protocenica* y *Lamegoia conodonta* (Cifelli, 1983a,b) no se ha podido establecer fehacientemente que los Didolodontidae poseyeran en efecto un tarso comparable con el de los fenacodontidos, como cabría de esperar *a priori* partiendo de la base que estuvieran vinculados con alguna de las familias reunidas en los “Condylarthra”. Como se comentará al discutir las relaciones de los Sparnotheriodontidae, Soria (2001) argumentó que las reasociaciones de elementos tarsales a *Paulacoutoia* y *Lamegoia* constituyen asignaciones inseguras por la escasez de material, y que podrían corresponder en realidad a astrágalos y calcáneos

de algún Notoungulata de tamaño comparable, como por ejemplo al de ciertos Isotemnidae o Archaeohyracidae, que no estarían representados en la fauna de Itaboraí por elementos dentales (Hoffstetter y Soria, 1986; Soria, 2001). Siguiendo su línea argumental, las reasociaciones tarsales mejor fundamentadas para especies de Itaboraí, consideradas por Soria como Didolodontidae (*Protolipterna* y *Miguelsoria*), más las similitudes en la morfología dental con los Litopterna, lo llevaron a especular sobre la posibilidad que el tarso de tipo “litopternoide” fuera característico de todos los Didolodontidae. De este modo, si se confirmara esta hipótesis a través del descubrimiento de materiales en asociación directa, los Didolodontidae deberían ser clasificados como Litopterna, siguiendo el criterio original de Scott (1910). Esto también sería consecuente con los vicisitudes taxonómicas de muchos taxones, tales como *Megadolodus molariformis* y “*Prothoatherium*” *colombianus*, considerados originalmente “condilartros” didolodóntidos en base a la morfología dental, y reubicados en los Litopterna en función del conocimiento de su postcráneo.

Soria (2001) mantuvo a los Didolodontidae dentro del orden Condylarthra con las reservas del caso y con un carácter provisorio. “*Resumiendo: se puede decir que las evidencias disponibles no tienden a corroborar la idea tradicional respecto del tarso de los Didolodontidae, basada en el supuesto que estos son Condylarthra, aunque tampoco son suficientes para afirmar lo contrario*” (Soria, 2001).

A fin de poner a prueba las observaciones de Soria (2001) en referencia a la asignación de elementos tarsales a *Lamegoia conodonta* y *Paulacoutoia protocenica*, y con el propósito de considerar dicha posibilidad, se reemplazó en la matriz analizada en el presente trabajo, la codificación de los caracteres 75, 76, 77, 78, 79, 80, 81, 82, 83, 84, 85, 86, 87 y 88 de las nombradas especies por entradas faltantes. Del análisis realizado sin pesos implicados se obtuvieron seis árboles igualmente parsimoniosos con una longitud de 226. El consenso estricto de los mismos originó el árbol de la figura 5.d.VI. con una longitud de 229 pasos.

Si se comparan los árboles de consenso con y sin, la inclusión de los elementos tarsales mencionados, para el análisis sin pesos implicados (figura 5.b.I. y figura 5.d.VI. respectivamente) para los taxones cuestionados por Soria (2001) puede observarse que existen grandes similitudes. Los Kollpaniinae se recuperan como un

grupo monofilético conservando las mismas relaciones que en el análisis precedente. La principal diferencia consiste en la parafilia de los Protolipternidae *sensu* Muizon y Cifelli (2000) (*Miguelsonia*, *Protolipternidae* y "*Asmithwoodwardia*" *scotti*) al omitir los datos en referencia a su postcráneo, tal como se había obtenido en un anterior análisis utilizando solo datos dentales (Gelfo, 2004a). La similitud más importante corresponde al grupo monofilético del nodo 41 (figura 5.d.VI.) conformado por *Paulacoutoia*, *Xesmodon* y las especies de *Didolodus*. Este clado aparece también en los árboles de consenso estricto con la inclusión de postcráneo, tanto sin pesos implicados (el nodo 39 de la figura 5.b.I.), como con pesos implicados (el nodo 36 de la figura 5.c.II.).

También se mantiene la posición estable y basal de las formas peligrenses *Escribania* y *Raulvaccia*, nodo 42. Ambos géneros conforman en todos los árboles obtenidos un grupo natural. Su ubicación como un grupo basal (figura del árbol de consenso sin pesos) o como grupo hermano del clado *Paulacoutoia* + *Xesmodon* + *Didolodus* (figura árbol consenso con pesos) no parece resolverse de modo terminante.

Tal como puede observarse, la eliminación de los datos tarsales de *Lamegoia* y *Paulacoutoia* modifican determinadas relaciones entre los nodos internos de los didolodóntidos, pero no drásticamente las relaciones de estos taxones en el árbol. *Paulacoutoia* se mantiene como un taxón estable que conforma el grupo externo de *Xesmodon* y las especies de *Didolodus*. *Lamegoia conodontia* aparece como el grupo hermano de las tres especies de *Ernestokokenia*, mejor definidas en el nodo 37 (ver árbol figura 5.d.VI.). Es decir que la inclusión de dichos taxones entre los didolodóntidos no depende de los datos aportados por el postcráneo.

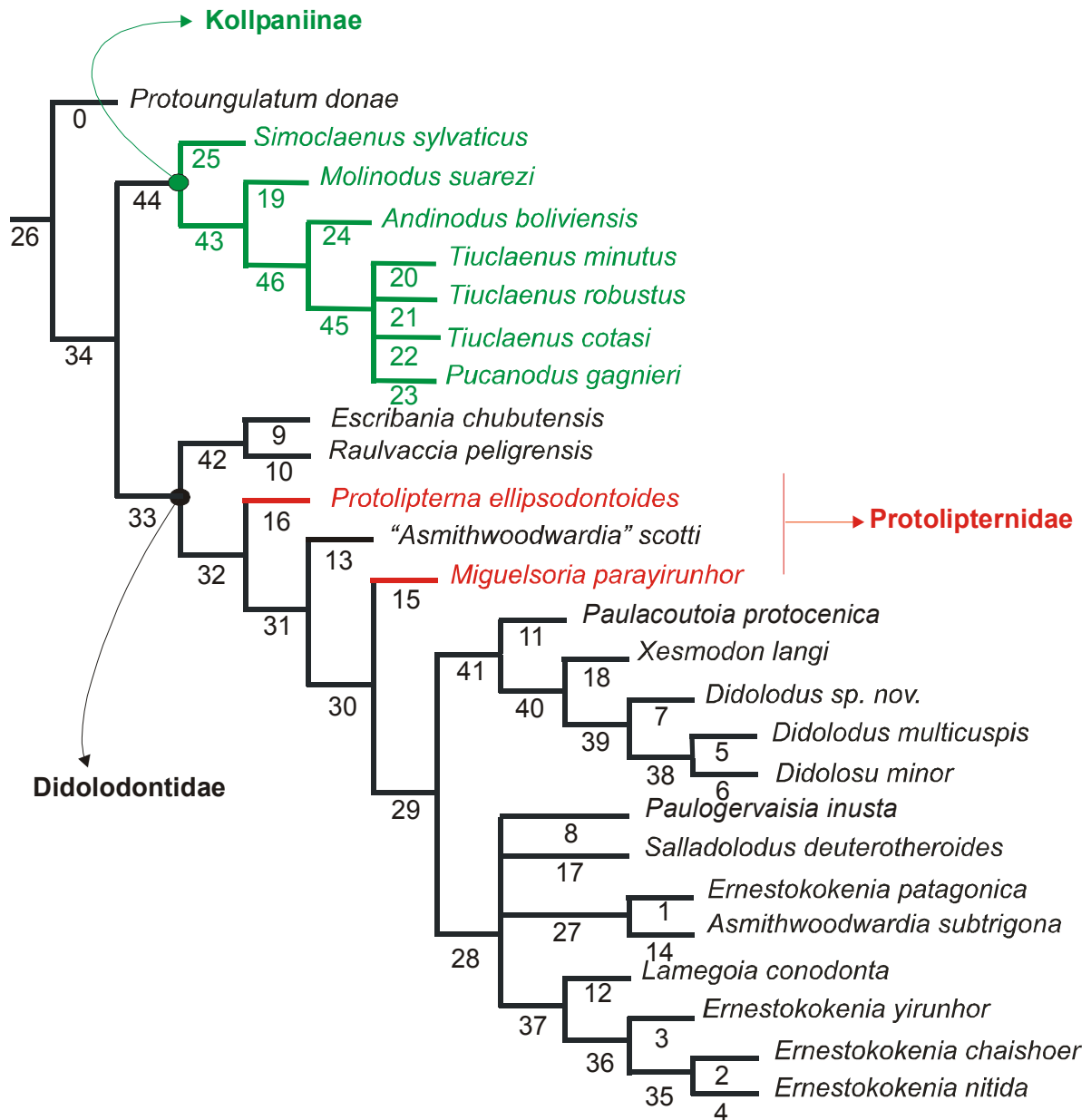


Figura 5.d.VI.: Cladograma de consenso estricto (L: 229) de los seis árboles más parsimoniosos (L: 226) sin pesos implicados, obtenido al codificar como entradas faltantes los elementos tarsales asignados a dos especies de Itaboraí, *Lamegoia conodonta* y *Paulacoutoia protocenica* siguiendo la hipótesis de Soria (2001) en relación a que la asignación de los elementos a especies de Didolodontidae es incorrecta.

Los números indican los nodos que se discuten en el texto.

Datos similares se obtienen si luego de eliminar los datos del postcráneo para *Lamegoia* y *Paulacoutoia* se realiza un análisis utilizando pesos implicados. En este caso se obtiene un único árbol de 227 pasos de longitud (figura 6.a.VII.) El cambio principal en función del árbol de consenso obtenido sin pesos, tiene que ver con la resolución de todas las politomías, con excepción de aquella entre los Kollpaniinae (nodo 47). Nuevamente se recupera en el nodo 43 un grupo monofilético estable. Un cambio importante lo constituye la ubicación del clado *Ernestokokenia patagonica* + *Asmithwoodwardia subtrigona* en el nodo 27, y cuyo grupo hermano lo constituye “*Asmithwoodwardia*” *scotti*. En ambos casos, bajo los presupuestos de Soria (2001), *Lamegoia* y *Paulacoutoia* no modifican sustancialmente sus relaciones ni su ubicación en los grandes grupos del cladograma. Es evidente que en la mayor parte de los taxones bien definidos sobre la base de caracteres dentales, la eliminación de los datos tarsales no repercute.

Si se analizan en estas propuestas alternativas la transformación de los caracteres tarsales se observa la diferenciación de dos morfologías, una primitiva en el caso de *Protoungulatum* y los Kollpaniinae, y otra de tipo “litopternoide”, que surge como el estado ancestral a partir de nodo 32 (figura 5.d.VI., árbol de consenso siguiendo la hipótesis de Soria, sin pesos implicados) y el nodo 30 (figura 5.d.VII., árbol de consenso siguiendo la hipótesis de Soria con pesos implicados). En ambos árboles *Escribania chubutensis* y *Raulvaccia peligrensensis* quedan como grupo hermano de estos nodos, con un tipo de tarso incierto. Además de estas observaciones, el cambio más importante al analizar la matriz del presente trabajo bajo la hipótesis de Soria consiste en que los Protilpternidae no constituyen un grupo natural, sino parafilético. *Miguelsoria* y *Protolipterna* quedan de este modo incluidos en los Didolodontidae, tal como planteó Soria (2001), aunque en su caso desde una perspectiva no cladística. Como se explicó anteriormente, estos resultados coinciden con los obtenidos con otra matriz al considerar exclusivamente los caracteres dentales, pero en un contexto taxonómico restringido a nivel genérico (Gelfo, 2004a). Si se demostrara que los astrágalos y calcáneos reasociados a *Paulacoutoia* y *Lamegoia* no les corresponden, estos árboles corroborarían las especulaciones en referencia de la presencia de un tarso “litopternoide” para los Didolodontidae; el

carácter artificial de la familia Protolipternidae, y la ubicación de los didolodóntidos entre los Litopterna, como fuera propuesto por Scott (1910).

Cifelli y Guerrero Diaz (1989) argumentaron en defensa de las reasociaciones de elementos tarsales a especies definidas por dientes, respondiendo a las objeciones de Hoffstetter y Soria (1986) y Soria (2001), indicando que el morfotipo del tarso de los Notoungulata, aunque no se encuentra fuertemente especializado, es fácilmente reconocible sobre la base de sinapomorfías, y no puede ser confundido con el de ningún otro Eutheria. Sin embargo, las supuestas sinapomorfías no se mencionan, y se hace referencia a un trabajo previo de Cifelli (1983b), donde no existe ningún análisis filogenético y por consiguiente ninguna sinapomorfía puede ser definida para los Notoungulata. Sí se brinda en dicho trabajo una caracterización de los elementos tarsales de este grupo sobre la base del tipoterio *Mesotherium*. De igual modo Cifelli (1993) reconoció para los Notoungulata supuestas sinapomorfías tarsales que corresponderían a la protuberancia media del astrágalo, cuello largo y constreñido, y el surco extendido lateralmente desde el foramen astragalar. Pero los análisis filogenéticos que allí se presentan no reflejan las relaciones de los Notoungulata con los Astrapotheria, "Condylarthra" y Litopterna, sino de los dos primeros grupos por separado, y en un tercer análisis los dos últimos. Por lo tanto, nuevamente tampoco existen sinapomorfías tarsales para los Notoungulata, sino sólo una caracterización de lo que se considera como una morfología derivada, aunque no sustentado por un análisis filogenético.

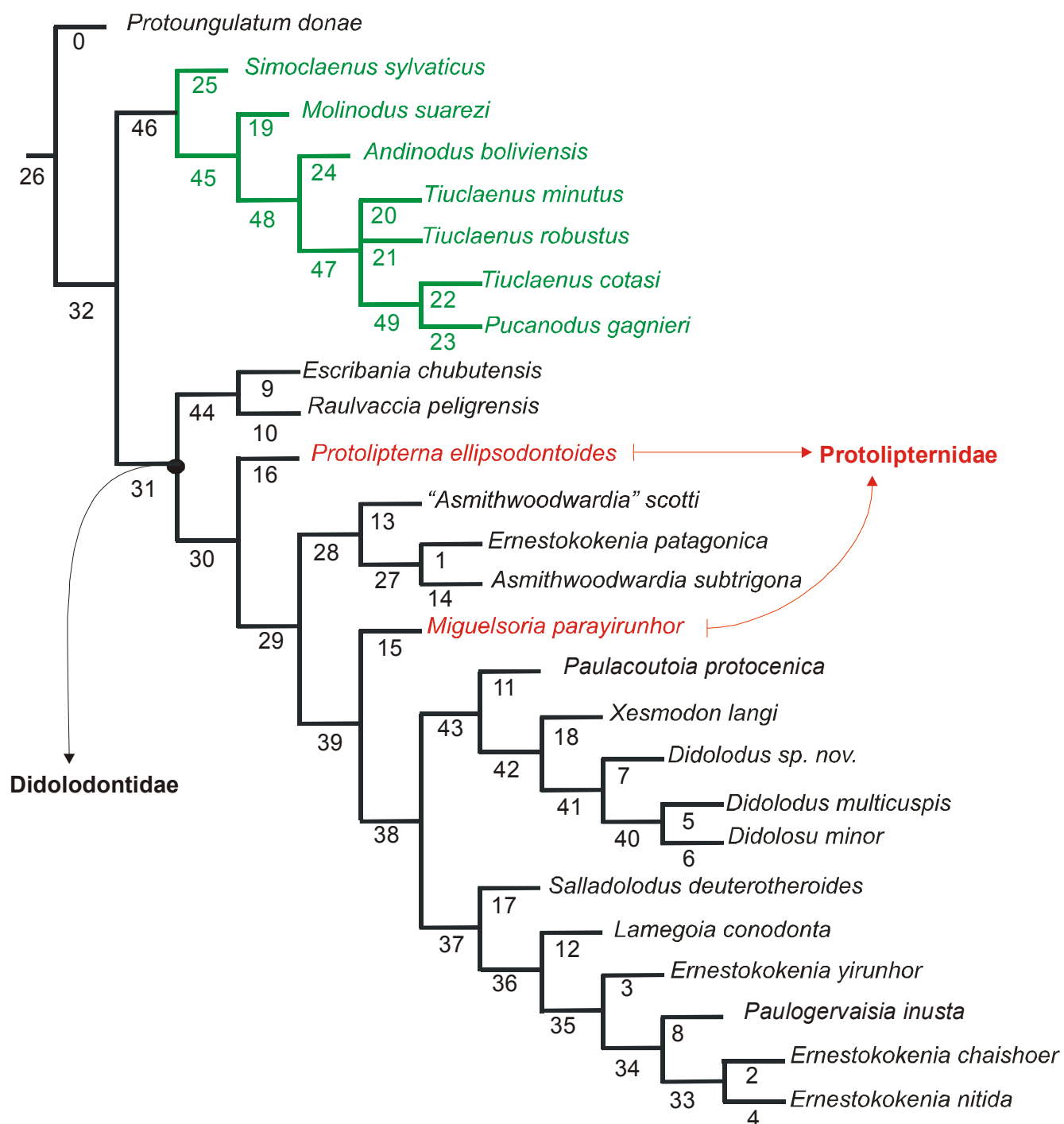


Figura 5.d.VII.: Único cladograma más parsimonioso (L: 227) obtenido con pesos implicados utilizando la hipótesis Soria

En esta discusión es muy importante uno de los análisis filogenéticos realizado por Bergqvist (1996), el cual, aunque basado exclusivamente en postcráneo, muestra por primera vez un análisis conjunto de los Notoungulata, Astrapotheria, Pyrotheria, Xenungulata y “Condylarthra”. En la figura 207 (p. 277 de Bergqvist, 1996) se observa que los Notoungulata constituyen un grupo polifilético. De este modo, no existen sinapomorfías postcraneanas⁵ que permitan reconocer indubitadamente el tarso de un notoungulado, contradiciendo las justificaciones brindadas por Cifelli (1983b, 1993), y Cifelli y Guerrero Diaz (1989) contra las críticas de Hoffstetter y Soria (1986) y Soria (2001).

Además, en el análisis de Bergqvist (1996) donde solo se muestran las relaciones filogenéticas entre los taxones de América del Sur, los Notoungulata *Itaboraitherium*, *Camargomendesia* y *Colbertia*, los cuales también se encuentran representados por elementos postcraneales reasociados, no fueron reunidos con ninguna de las familias más derivadas de Notoungulata (con postcráneo conocido por asociación directa), sino en el mismo clado con los tarsos reasociados a *Paulacoutoia*, *Lamegoia* y *Victorlemoinea* (Figura 208 árbol de consenso estricto de los mil más parsimoniosos analizado con PAUP, de Bergqvist, 1996). Esto se interpretó como la presencia de un tarso de tipo primitivo en los nombrados Notoungulata, comparable a uno de tipo “fenacodontoideo”, como el asignado a *Paulacoutoia* y *Lamegoia* (Bergqvist, 1996), criterio que se considera válido en el presente trabajo. Sin embargo, cabe destacar que bien se podría argumentar que debido a que los únicos datos aportados en el análisis de Bergqvist (1996) para *Paulacoutoia* y *Lamegoia* se encuentran constituidos por información proveniente de las distintas reasociaciones de postcráneo (y no por los elementos dentales sobre cuya base fueron definidas estas especies), la proximidad de estas formas con los notoungulados itaboraienses en el cladograma podría deberse a que dicho nodo (C4 del mencionado árbol) corresponde a un conjunto de Notoungulata, y por consiguiente las reasociaciones de tarsos a didolodóntidos serían erróneas.

⁵ Si bien se requiere de un análisis actualizado la monofilia de los Notoungulata podría sustentarse sobre la base de los caracteres aparentemente exclusivos de la región auditiva (Patterson, 1936)

A modo de síntesis es importante destacar que, por el momento y a la luz del conocimiento actual, no existen evidencias que refuten (aunque tampoco que ratifiquen de modo terminante y concluyente) las asignaciones propuestas por Cifelli (1983b) y Bergqvist (1996) de elementos tarsales a los restos dentarios de *Lamegoia* y *Paulacoutoia* fundamentadas en: “*These associations are based on occurrence, relative abundance, relative size, and, where appropriate, conformation to predicted morphology as established by other means.*” (Cifelli y Guerrero Diaz, 1989, p.: 228). Personalmente, y considerando los tópicos precedentes, el análisis de los restos de Itaboraí me ha llevado a la conclusión de que las asignaciones a *Protolipterna* y *Miguelsoria* constituyen las de menor controversia. Por otra parte, no he encontrado elementos que me permitan refutar las asignaciones para *Lamegoia* y *Paulacoutoia* que se han aceptado aunque con las reservas del caso, ya que parecen lo más adecuado en función de los materiales conocidos. Las mismas son consideradas como válidas en el presente trabajo hasta que materiales en asociación directa corroboren o las refuten.

5.e. Las relaciones con los Sparnotheriodontidae

Si bien un análisis exhaustivo de la problemática de los Sparnotheriodontidae escapa al marco de la presente tesis, es importante discutir determinados aspectos. La familia Sparnotheriodontidae fue propuesta por Soria (1980a), y referida tentativamente a los Notoungulata como una taxón monotípico basado en *Sparnotheriodon epsilonoides*, de la SALMA Casamayorensis, subedad Vaquense. Posteriormente, incluye en esta familia a *Victorlemoinea*, *Phoradiadus* y *Sparnotheriodon* y la reubica entre lo Litopterna (Soria, 1980b) criterio que se sigue en este trabajo. Sin embargo otros autores vincularon ciertos taxones de los Sparnotheriodontidae, como *Victorlemoinea prototypica*, con los Didolodontidae, y consideraron ambos grupos como “Condylarthra” (Cifelli, 1983a, b, 1993, Bergqvist, 1996). Esta propuesta produce un cambio radical al incluir en el Orden Condylarthra tanto a los Didolodontidae como a los Sparnotheriodontidae (Cifelli, 1983a, b, 1993; Bergqvist, 1996). Esta postura coincide con las observaciones de Ameghino (1901)

quien sobre la base de los caracteres dentales había considerado a *Victorlemoinea* como un “condilartro” Meniscotheriidae⁶, conjuntamente con otros nuevos géneros y especies descriptos como *Ernestohaeckelia*, *Anisolambda*, *Josepholeidya*, *Rutimeyeria* y *Amilnedwardsia*.

En el siguiente apartado se discuten las relaciones de los Sparnotheriodontidae desde dos puntos de vista, el análisis de los elementos dentales y la problemática de la validez de las reasociaciones de postcráneo que ha fundamentado la última postura.

Cifelli (1983a, b, 1993) consideró a *Victorlemoinea* como grupo hermano de los Didolodontidae (ver figura 6.a.III. para el cladograma original de Cifelli, 1993 y figura 6.a.IV. para el análisis de la misma matriz sin la codificación del astrágalo de *Didolodus*). Este nodo fue nombrado como Didolodontoidea por Cifelli (1983a) y posteriormente (Cifelli, 1993), lo consideró incluyendo a los Sparnotheriodontidae (*Victorlemoinea* (*Adiantoides Indalecia*)) + los Didolodontidae ((*Lamegoia* *Didolodus*) *Paulacoutoia*). Los Didolodontoidea fueron definidos por caracteres tarsales correspondientes a la faceta media del maléolo del astrágalo extendida hacia el cuello (carácter 43 de Cifelli, 1993), y la presencia de un “pico” distal del calcáneo (carácter 44 de Cifelli, 1993). Sin embargo, cabe destacar que ninguno de los caracteres tarsales que definen a este nodo se encuentra libre de objeciones. Por un lado están las observaciones comentadas precedentemente sobre el astrágalo referido por Cifelli (1993) como *Didolodus*, y que transforman al nodo Didolodontoidea en polifilético (ver análisis realizados con la matriz corregida figuras 5.d.IV.) con lo cual los Didolodontoidea se tornan polifiléticos. Además, ninguno de los taxones del nodo Didolodontoidea *sensu* Cifelli (1993) presenta elementos tarsales descubiertos en asociación directa con los restos dentales, sino que han sido reasociados (Cifelli, 1983b, Bergqvist, 1996), y solo para algunos taxones: *Victorlemoinea*, *Lamegoia* y *Paulacoutoia*. Ya se discutió la validez de los tarsos de estos dos últimos taxones y se analizaron las alternativas a las reasociaciones de elementos tarsales. Respecto de los tarsos reasociados a *Victorlemoinea prototypica* provenientes de las fisuras de

⁶ Posteriormente fueron además considerados como Litopterna Macraucheniidae (Simpson 1945, 1948).

relleno de São José de Itaboraí, éstos son comparables en cierta medida a los de los Phenacodontidae del Hemisferio Norte (Cifelli, 1983b), lo que llevó al autor a considerar a este taxón como un “Condylarthra” de un grupo distinto de los Didolodontidae (Cifelli, 1983a; 1993; Cifelli y Guerrero Diaz, 1989). Sin embargo, la inclusión de los Sparnotheriodontidae entre los “Condylarthra” fue ampliamente criticada debido a dos aspectos fundamentales. Por un lado, la derivada estructura dentaria de estas formas y por otro lado, tal como se discutió anteriormente, debido a la incertidumbre de las reasociaciones de elementos postcraneales a elementos dentales.

La primera observación tiene que ver con la amplia diferencia de la estructura dentaria existente entre los Didolodontidae, con una morfología estrictamente braquiodonte y bunodonte, y los Sparnotheriodontidae, con una marcada selenodoncia y una importante molarización de los P2-4/p2-4. Según Soria (2001), el hiato entre la morfología dentaria de estos dos grupos estaría representado por la dentición bunoselenodonte de los Anisolambdidae, a los que considera como Litopterna basales vinculados con el linaje de *Didolodus multicuspis*. Las similitudes en los molares superiores estarían dadas por el mayor desarrollo de las cristas en las cúspides principales, así como el parastilo y protostilo, y en los molares inferiores compartirían la presencia de paracónido y metacónido unidos basalmente, así como la presencia de mesocónido (Soria, 2001). Sin embargo, destacó que *Anisolambda* se habría separado del linaje que condujo a *Didolodus multicuspis* muy tempranamente, si se considera el importante desarrollo del hipocono en el M3 de este último en contraste con la ausencia de la misma en el primero (Soria y Hoffstetter, 1983; Hoffstetter y Soria, 1986; Soria, 2001). Por consiguiente, la morfología dentaria de los Sparnotheriodontidae sería más derivada que la de los Didolodontidae, e incluso que la de los Anisolambdidae.

En segundo lugar, y tal como se discutió anteriormente, Soria (2001) indicó que las reasociaciones de astrágalos y calcáneos a *Paulacoutoia protocenica*, *Lamegoia conodonta* y *Victorlemoinea prototypica* propuestas por Cifelli (1983b) son escasas en su abundancia relativa, y podrían corresponder a taxones no representados por

elementos dentarios. Lo mismo ha sido argumentado por Wyss *et al.* (1994) en el caso particular de *Victorlemoinea*. Alternativamente, y como se discutió anteriormente, estos elementos tarsales podrían ser referidos a los Notoungulata (Hoffstetter y Soria, 1986; Soria, 2000), que constituyen la agrupación más importante y variada de “ungulados” del Paleógeno de América del Sur, cuyos representantes más primitivos se caracterizan por un tarso no muy modificado del que es propio de los “condilartros” del Hemisferio Norte (Simpson, 1948). Sin embargo, la mayor afinidad de *Victorlemoinea prototypica* con los “condilartros” fue también corroborada por Bergqvist (1996), quien obtuvo conclusiones similares al revisar las asignaciones y reasociar gran cantidad de novedosos elementos postcraneales. En dicho análisis, a diferencia de la propuesta de Cifelli (1983b), quien atribuyó con algunas dudas astrágalos y calcáneos a *Victorlemoinea*, no se corroboraron la totalidad de las reasociaciones previas debido a la gran variabilidad morfológica, lo que sugeriría que dicho agrupamiento sería artificial. Se mantuvo de modo tentativo la asignación de un calcáneo derecho (DGM 890) a *Victorlemoinea prototypica*, pero los caracteres del calcáneo no fueron incluidos en el análisis filogenético (Bergqvist, 1996). Por otra parte Bergqvist (1996) no profundizó las críticas de Wyss *et al.* (1994) y Soria (2001) en contra de las asignaciones tarsales a *Victorlemoinea* realizadas por Cifelli (1983b; 1993), sino que consideró dicho taxón como un “Condylarthra”, debido a que reasoció elementos postcraneales del miembro anterior, tales como húmeros (MCT 2314 y MCT 2315), radios (MCT 343 y MCT 348) y ulnas (MCT 340 y MCT 341), todos ellos con una morfología de tipo “condilartroide”, a *Victorlemoinea prototypica*.

Según los resultados de Bergqvist (1996), *Victorlemoinea* forma parte de una tricotomía conjuntamente con los dos didolodóntidos incluidos en su análisis filogenético. Este nodo incluye también a *Paulacoutoia protocenica* y *Lamegoia conodonta*, y se encuentra sustentado por las siguientes sinapomorfías: ulna con olécranon adelgazado en su porción distal; astrágalo con faceta maleolar media extendida hasta la cabeza pero con la porción distal recurvada medialmente; astrágalo con cabeza expandida medialmente; calcáneo con surco para el tendón del músculo flexor superficial de los dedos (carácteres 27, 79, 83 y 108 respectivamente del Anexo II de Bergqvist, 1996). Es importante destacar que de estos caracteres sólo el

carácter 27 se encuentra fehacientemente presente en *Victorlemoinea* (si las reasociaciones de restos postcraneos son correctas) ya que los restantes caracteres corresponden a elementos tarsales que, como se explicó, no fueron considerados para este taxón en la matriz de Bergqvist (1996).

Las reasociaciones postcraneas a *Victorlemoinea prototypica* son muy controvertidas, y la discusión de la presencia o no de un tarso primitivo sin aquellas especializaciones de los Litopterna, constituye una hipótesis que solo será falseada de modo terminante con el descubrimiento de postcráneo en asociación directa con elementos dentales. Así como se comparó morfológicamente a *Didolodus multicuspis* con *Phenacodus* por su morfología bunodonte, si se confirmara un postcráneo primitivo para *Victorlemoinea*, y tal vez para el resto de los Sparnotheriodontidae, las similitudes con *Meniscotherium* del Hemisferio Norte serían sustanciales, aunque debidas a convergencia.

El género *Meniscotherium* reúne a *M. chamense* Cope, 1874, *M. terraerubrae* Cope, 1881, y *M. tapiacitis* Cope, 1882. *Meniscotherium* fue considerado originalmente como un Perissodactyla y asociado a “condilartros” vinculados al clado Phenacodontidae por algunos autores (Prothero *et al.*, 1988; Williamson y Lucas, 1992; Archibald, 1998) y separado de estos por otros (Thewissen, 1990; Thewissen y Domning, 1992). *Meniscotherium* representa una forma con un postcráneo primitivo, con características más cursoriales que las presentes en *Phenacodus primaevus* y una dentición más avanzada que este último por el desarrollo de elementos lofoselenodontes. La dentición avanzada de *Meniscotherium* muestra, al igual que *Victorlemoinea*, un importante desarrollo de la lofoselenodoncia a nivel de las cúspides labiales de los molares superiores, conformando un ectolofa que incorpora además al parastilo, mesostilo y metastilo. También comparten la ausencia de hipocono en el M3. La morfología de los molares inferiores es comparable en el desarrollo del paralófidio⁷ y el protolófidio. En el talónido, el entocónido tiende a ser más independiente del hipolófidio de *Meniscotherium*, mientras que en los Sparnotheriodontidae presenta un desarrollo variable (por ejemplo, si se compara

⁷ Bond (1988) interpretó esta estructura como una neoformación por la previa pérdida del paracónido, con lo cual en realidad la similitud no sería homóloga y esta estructura correspondería a un neoparalófidio en los Sparnotheriodontidae.

Sparnotheriodon y *Phoradiadus*) y tiende a ser más coalescente con la porción posterior del hipolófidio. No obstante, existen ciertas diferencias a nivel dental. El paracónulo es indiferenciado en ambos casos, conformando un paralófidio que tiende a proyectarse mesiolabialmente y distolabial en el caso de *Meniscotherium*, como si se encontrara conformado por las extensiones de las crestas preparaconular y la postmetaconular. El paralófidio de *Victorlemoinea prototypica* no desarrolla su expansión distolabial, sino que se une al protocono siendo el paralófidio relativamente recto y no en forma de V con el vértice apuntando lingualmente, como en el caso anterior. Además, *Meniscotherium* presenta el metacónulo formando un importantísimo lofo distolingual que se une al hipocono. El protocono queda aislado de los mencionados lofos con una estructura que recuerda más a la lo que se observa en *Phenacodus*.

En *Victorlemoinea* el metacónulo desarrolla un lofo de menor tamaño con dirección mesiodistal y con dos pequeñas “crestas” más bajas que contactan por un lado, con la cara distal del metacono, y por otro con la cara mesial del hipocono, pero sin formar un verdadero lofo.

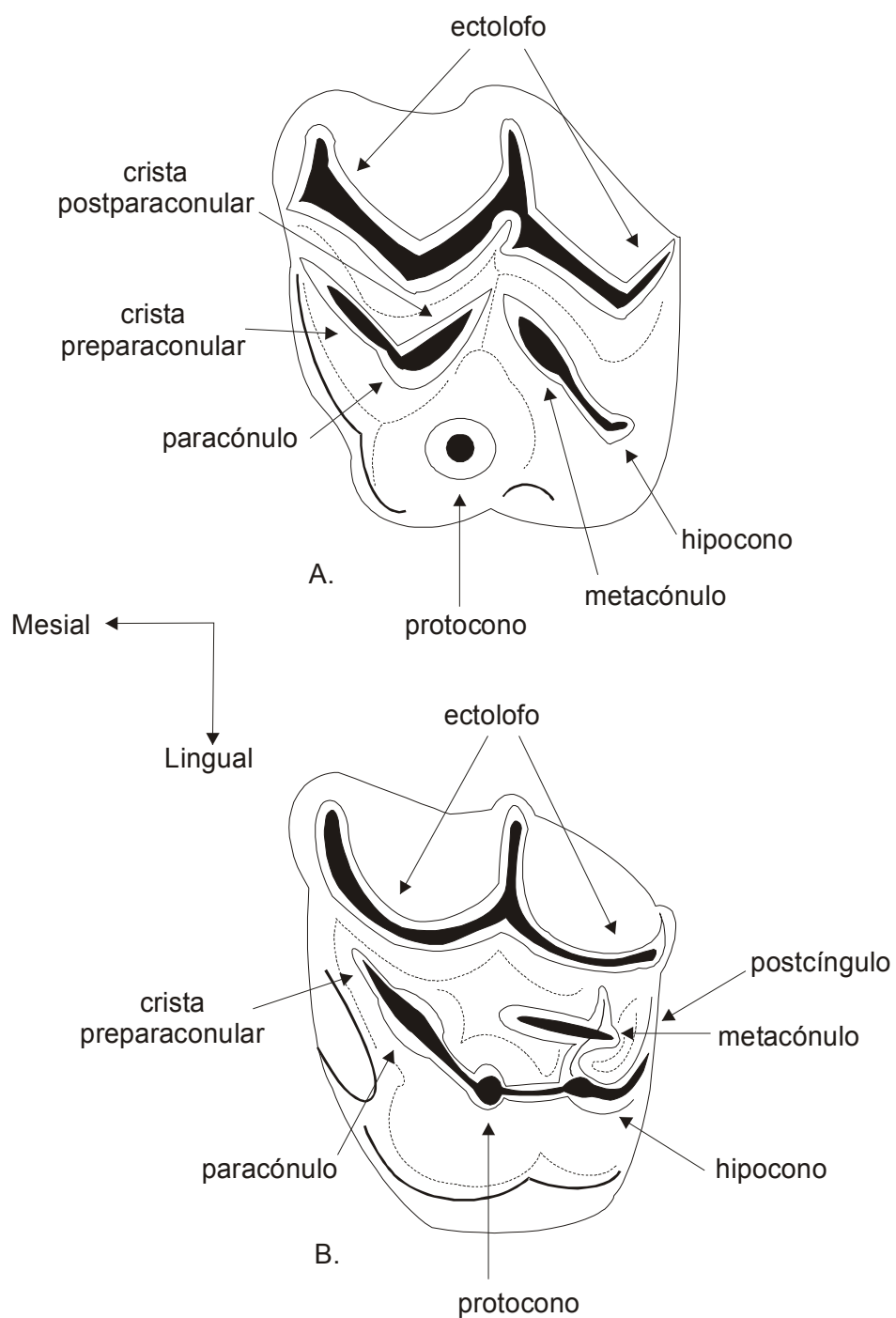


Figura 5.e.I.: Esquematización de un molar superior izquierdo de A.: *Meniscotherium* y B.: *Victorlemoinea* (basado en *V. Prototypica* MNRJ 1471).

El protocono y el hipocono se encuentran unidos a través de una crista o lofo, y esta última cúspide con el postcínigulo. Esto genera un aspecto de lofo también en el sector lingual del diente contrastando con *Meniscotherium*, donde se conserva un protocono que parece mucho más primitivo y machacante, aislado del resto de las estructuras dentarias, y que puede vincularse a la morfología de esta cúspide en otros Phenacodontidae tales como *Tetraclaenodon puercensis*, *Ectocion osbornianus*, o *Phenacodus primaveus*. Es decir que la morfología dental de *Meniscotherium*, si bien especializada, es fácilmente derivable de la de otros fenocodóntidos, lo cual no tiene análogo en el caso de *Victorlemoinea*, cuya dentición según diversos autores (Paula Couto, 1978; Soria, 2001) es derivable de la observada en los Anisolambdidae, en particular de *Paranisolambda prodomus*. Es decir que, si bien podría compararse en ambos casos la presencia de una estructura dental de tendencia lofoselenodonte y un postcráneo primitivo, en el caso de *Victorlemoinea* la dentición parece ser mucho más derivada que la de los considerados “condilartros” sudamericanos. Por tal motivo, si las asignaciones de postcráneo condilartroide a *Victorlemoinea prototypica* fueran correctas, no existe un probable ancestro en cuanto a la morfología dental, y los mismos Anisolambdidae (=Anisolambdinae *sensu* Cifelli, 1983a) deberían ser considerados como formas “condilartroides” con un postcráneo primitivo, y no como litopternas, o debería plantearse una explicación fundamentada en el desarrollo ontogenético de las cúspides, tal vez apelando a procesos heterocrónicos para explicar la brecha estructural entre los Didolodontidae y los Sparnotheriodontidae como para explicar el desarrollo del hipocono en el M3 y su ausencia en el segundo. La selección natural habría actuado de un modo diferencial a nivel del postcráneo y de la morfología dental, originando un mosaico de caracteres. Este proceso ejemplificado en las formas de América del Norte con *Meniscotherium*, donde las presiones selectivas sobre la alimentación parecen haber sido más restrictivas que las vinculadas con la locomoción, ha sido también interpretado para taxones de América del Sur pero de modo inverso, poseyendo éstos dentición primitiva y postcráneo avanzado. La interpretación de una dentición braquiodonte y estrictamente bunodonte en taxones del Mioceno Medio de La Venta en Colombia, permitió referir los mismos a los Didolodontidae. Este el caso de los taxones *Prothoatherium colombianus*,

sinónimo senior de *Neodolodus colombianus* de Hoffstetter y Soria, (1986) (Cifelli y Guerrero, 1989), y *Megadolodus molariformis* (McKenna, 1956; Cifelli y Villarroel, 1997). Sin embargo, la presencia de un postcráneo extremadamente especializado encontrado en asociación directa con los restos dentarios permitió reasignarlos a los Litopterna Proterotheriidae.

Personalmente, considero que no existen elementos que satisfagan la asignación de los Sparnotheriodontidae a ningún grupo de “condilartros”, al menos no a uno directamente vinculado con los didolodóntidos. Por tal motivo, se los considera como Litopterna coincidiendo con las observaciones de Soria (2001). Esta familia incluiría a *Victorlemoinea labyrinthica* del Riochiquense, *Victorlemoinea prototypica* del Itaboraiense, *Sparnotheriodon epsilonoides* del Casamayoreense (subedad Vaquense) y *Phoradiadus divortiensis* del Divisaderense (Roth, 1899; Ameghino, 1901; Simpson *et al.*, 1962; Paula Couto, 1952a; Soria, 1980b; 2001), y una forma no descrita del Eoceno de la Península Antártica (Bond *et al.*, en prensa). Por otra parte, *Heteroglyphis dewoletzky* del Mustersense no sería un verdadero Sparnotheriodontidae (Bond *et al.*, en prensa).

5.f. Taxones anteriormente referidos a los Didolodontidae

Se discuten aquí algunos taxones que fueron vinculados por diversos autores con los didolodóntidos y que posteriormente han sido referidos a otros grupos o cuyas relaciones sistemáticas son inciertas.

Neodolodus colombianus fue descrito por Hoffstetter y Soria (1986) sobre la base de un fragmento mandibular derecho con p3-m3 (MNHN VIV 9) como un didolodóntido para el Mioceno de La Venta en Colombia, y considerado, conjuntamente con *Megadolodus molariformis* (McKenna, 1956) de la misma localidad y horizonte, como un relicto condilartroide en las bajas latitudes de América del Sur, cuando estas formas ya se habían extinguido en Patagonia. Posteriormente, *Neodolodus colombianus* fue considerado sobre la base de materiales más completos como una nueva combinación de un género de Proterotheriidae, *Prothoatherium*

colombianus, por el grado de molarización de los últimos premolares, la presencia de lofos en los molares y la alta especialización de los elementos postcraneales, entre los cuales el astrágalo presenta rasgos derivados presentes en los litopternas (Cifelli y Guerrero Diaz, 1989). Sin embargo, en la profunda revisión de los Protheroheriidae, Soria (2001) consideró a *Protoatherium lacerum* como una nueva combinación del revalidado género *Lambdaconus*. Además, consideró a *Protoatherium scamnatum* Ameghino, 1902, y *Protoatherium plicatum* Ameghino, 1904, nuevas combinaciones de *Paramacrauchenia* Bordas 1939a. Estos arreglos sistemáticos, al sinonimizar la especie tipo del género *Protoatherium*, estarían permitiendo la revalidación del género *Neodolodus* como válido de "*Protoatherium*" *colombianus*, pero con una intención distinta de la observada por Soria y Hoffstetter (1986).

Otro taxón del Mioceno de La Venta en Colombia, *Megadolodus molariformis*, fue descrito sobre la base de un fragmento mandibular izquierdo con p4, m1 y las raíces del m2 (UCMP 39270), y considerado originalmente por McKenna (1956) como un condilartro Didolodontidae. Este criterio fue también seguido por Cifelli (1983a), Soria y Hoffstetter (1986) y Soria (2001). Sin embargo, sobre la base de más completos materiales, se lo consideró como parte de un nuevo grupo de litopternas Protheroheriidae, los Megadolodinae (Cifelli y Villarroel, 1997). Si bien la justificación de tal asignación radica fundamentalmente en la morfología postcraneana, cabe destacar que los premolares de *Megadolodus* aunque marcadamente bunodontes, presentan un importante grado de molarización no observada entre los Didolodontidae. Los Megadolodinae son considerados aquí como un grupo válido de litopternas estrictamente bunodontes que, al menos de momento, solo se han registrado en bajas latitudes de América del Sur para el Mioceno. Un nuevo taxón representado por un resto de maxilar izquierdo con P4-M3 (AMU-CURS 44), si bien en un deteriorado estado de conservación proveniente de la Formación Urumaco (Mioceno Tardío de Venezuela), en la localidad homónima, presenta características similares a las observadas en *Megadolodus* y representa un nuevo Megadolodinae para el Mioceno (Carlini *et al.*, en prensa)

Un gran número de taxones vinculados por los autores mayoritariamente a los Litopterna han tenido una posición taxonómico conflictiva y se los ha vinculado directa o indirectamente con los Didolodontidae. Los géneros *Protheosodon*, *Wainka*, *Josepholeidya*, *Ricardolydekkeria*, *Guilielmofloweria*, *Anisolambda*, *Polymorphis*, *Polyacrodon*, *Xesmodon* y *Heteroglyphis* fueron considerados por Simpson (1945) como Proterotheriidae Polymorphinae, aunque posteriormente no utilizó este grupo (Simpson, 1948) y ubicó estos taxones como Proterotheriidae. Pascual (1965) destacó el posible carácter artificial de este grupo, el cual fue revisado por Odreman Rivas (1969), quien solo consideró dentro de los Polymorphinae a *Polymorphis* y *Heteroglyphis*, relegando a los géneros *Protheosodon* y *Xesmodon* a los condilartros. Este criterio ya fue utilizado por Patterson (1952), quien en un informe inédito consideró a *Protheosodon coniferus* dentro de los “Condylarthra”, mientras que Pascual y Odreman Rivas (1971) lo mencionan como un dudoso “Condylarthra” Deseadense. Cifelli (1983a) consideró al género tipo de los *Polymorphinae* *Polymorphis* no como un Proterotheriidae sino como un primitivo Macraucheniidae, con lo cual propuso el nombre Anisolambdinae para los restantes taxones de afinidades con los proterotéridos. En este grupo incluyó a *Anisolambda* (como sinónimo senior de *Josepholeidya* y *Ricardolydekkeria*), *Guilielmofloweria*, *Xesmodon*, *Heteroglyphis*, *Wainka*, *Protheosodon* y al nuevo género *Paranisolambda*. Soria (2001) volvió a revisar estas formas y consideró a los Anisolambdinae con el rango de familia pero con algunas modificaciones. Del conjunto de los taxones mencionados por Cifelli (1983a) consideró a *Heteroglyphis* como un probable Sparnotheriodontidae (*sensu* Soria, 2001), mientras que *Xesmodon* fue considerado como un Didolodontidae, concordando con las observaciones de Odreman Rivas (1969) y tal como se presenta en este trabajo. Además incorporó al género *Eolicaphrium* y *Lambdaconops*. En el presente trabajo se sigue el criterio de Soria (2001) respecto a la extensión de los Anisolambdinae quien los consideró con categoría familiar. Este grupo se encuentran caracterizada por una dentadura braquiodonte y una dentición claramente bunoselenodonte que los diferencia de los Didolodontidae y sustentan, además, la separación de *Xesmodon* de esta familia tal como fuera observado precedentemente (Odreman Rivas, 1969; Soria, 2001). Los principales rasgos que

diferencian a los Anisolambdidae de los Didolodontidae, corresponden a la presencia de premolares superiores con el eje mayor en sentido mesiodistal y no labiolingual, la mayor separación entre el paracono y el metacono, y su aspecto más selenodonte tal como se observa en el P4 de *Anisolambda* (materiales descritos originalmente como *Ricardolydekkeria* MACN 55-4, MACN 10701 y MACN 10705 y considerado un sinónimo junior). Premolares con otra configuración se observan en *Paranisolambda prodomus* (DNPM 307, 273 y 304), donde el P4 no presenta las cúspides labiales bien diferenciadas y separadas sino que el paracono constituye la principal con el metacono adosado posteriormente pero formando una cresta continua y con una clara compresión del sector labial. Los molares superiores de los anisolámbdidos presentan, en todos los casos, un aspecto bunode en sus cúspides linguales o bunoselenodonte, como en *Paranisolambda prodomus*, pero claramente de tendencia selenodontes en las cúspides labiales. La dentición inferior presenta un paracónido (neoparacónido?) unido basalmente al metacónido pero, a diferencia de lo observado en los didolodóntidos, no existe una paracrístida sino que las cristidas asociadas al protocónido y esta cúspide conforman un lófido muy importante. Anteriormente, el paralófido desciende desde el protocónido y suele terminar mesialmente al paracónido, pero sin conectarse directamente con el ápice de esta cúspide. Esto le da a la configuración del trigónido de los Anisolambdidae una morfología claramente distinguible de la de cualquier Didolodontidae. Las similitudes suelen ser mayores en el talónido debido a la identificación más evidente del hipoconúlido y sobre todo del entocónido, el cual usualmente aparece aislado por ejemplo en *Wainka tshotshe* (AMNH 29101).

Polymorphis lechei (AMNH 29480 y MLP 12-2168), del Mustersense de Patagonia, fue considerado como tipo de los Proterotheriidae Polimorphinae (Simpson, 1948; Odreman Rivas, 1969), subfamilia convergente con los Macraucheniidae. Sin embargo Ameghino (1904), Soria (1982b), Cifelli (1983a, 1993) lo consideraron como el Macraucheniidae más primitivo y más antiguo conocido, destacándolo como un importante nexo morfológico entre los Didolodontidae y los más avanzados Litopterna. La dentición inferior de *Polymorphis* se caracteriza por

presentar los trigónidos comprimidos mesiodistalmente con protolófido fuerte y muy alto, y desde el protocónido desciende un paralófido muy bajo pero sin paracónido desarrollado. Los talónidos de los primeros molares son lofoides con hipocónido, hipoconúlido y entocónido unidos formando un lofido. El hipoconúlido a penas se distingue como una leve protuberancia del lofido, excepto en el último molar en donde se encuentra mucho más desplazado posteriormente. Estos caracteres lo distinguen claramente de la totalidad de los didolodóntidos descritos en este trabajo. Sin embargo, entre los taxones sinonimizados parcialmente con *Polymorphis* se encuentra *Polyacrodon*, vinculado por diversos autores con los Didolodontidae (ver: figura 6.XVIII.: cuadro sinóptico de las modificaciones sistemáticas de Megacrodon-Polyacrodon).

Polyacrodon fue creado por Roth (1899) sobre la base de dos taxones *P. lanciformis* y *P. ligatus*, aunque sin designar un tipo. Posteriormente, Ameghino (1899) consideró que los mismos no constituyen nuevos taxones y los refirió a los por él creados *Lambdaconus suinus* y *Didolodus multicuspis* respectivamente. Sin embargo luego sostuvo que *Polyacrodon* se encuentra preocupado por un condictio, *Polyacrodus* Jaekel, 1889, y por lo tanto, planteó substituirlo re combinando los taxones en *Oroacrodon ligatus* y *Periacrodon lanciformis* (Ameghino, 1904a). Simpson (1936d, 1948) argumentó por la validez de *Polyacrodon*, designando como especie tipo del género a *Polyacrodon ligatus*. Consideró además el molar superior derecho (MACN 10897) referido por Ameghino (1901) como *Decaconus intricatus* como sinónimo subjetivo de *P. lanciformis* (Simpson, 1936d). Sin embargo, por considerar en ese momento al género *Polyacrodon* como inválido, lo refirió a *Decaconus lanciformis*. Posteriormente revalidó el género *Polyacrodon* considerando inválida la opinión de Ameghino (1904a) al sugerir que este nombre estaba preocupado y designó a *Polyacrodon ligatus*, como la especie tipo (Simpson, 1948) del género. Odreman Rivas (1969) consideró a *Polyacrodon ligatus* como un sinónimo junior de *Polymorphis lechei* criterio convalidado en el presente trabajo.

En efecto, el tipo de *Polyacrodon ligatus* (MLP 12-2169) (lámina 15) corresponde a un molar superior derecho bunoselenodonte proveniente de los sedimentos Mustersenses del Cerro Humo (*sensu* Simpson, 1948), y conjuntamente con otros restos correspondientes a molares superiores (MLP 61-IV-9-26; MLP 61-VIII-3-5; MLP 67-II-27-6; MLP 67-II-27-7; MLP 67-II-27-8) provenientes de los alrededores de Laguna del Mate constituyen la dentición superior de *Polymorphis lechei* (Odreman Rivas, 1969). Estos molares se encuentran caracterizados por un protocono de gran tamaño que corresponde a la cúspide principal, el hipocono es algo menor y algo separada de las otras cúspides, de posición distal y asociado al postcíngulo. El hipocono proyecta una entocrista baja que contacta la postprotocrista. El metacónulo se encuentra poco diferenciado de la postprotocrista y es comparable en tamaño con lo observado en *Salladolodus deuterotheroides*, del cual se diferencia por el escaso desarrollo de selenodoncia sobre las cúspides labiales. El paracónulo es algo mayor y se encuentra adosado a la cara lingual del paracono. El precíngulo, al igual que el postcíngulo, es alto, delgado y estilizado. Labialmente se contacta con un cíngulo labial o parastilo muy alto y fino que conforma un lofo recurvado distalmente. El paracónido es mayor que el metacónido e incluso más comprimido labiolingualmente. El mesostilo no se distingue muy claramente de la cresta o mesolófido que guarda una relación de continuidad con la centrocista. Existen dos superficies amplias y bajas, una delimitada por la cuenca del trígono y una más profunda entre el hipocono y la cara posterior de la continuidad que produce la postprotocrístida + metacónulo + crista postmetaconular; esta última, a diferencia de lo observado en los didolodóntidos, se contacta directamente con la cara lingual del metacono. La postmetacrista, por su parte, se curva distolabialmente similar a lo que ocurría con el precíngulo.

En síntesis, puede observarse una mayor similitud con los didolodóntidos en la dentición superior de *Polymorphis lechei*. Sin embargo, la incipiente bunoselenodoncia los distingue del patrón estrictamente bunodonte de estos. *Polymorphis lechei* (incluyendo a *Polyacrodon ligatus*) correspondería a un Macraucheniidae (Soria, 1982b; Cifelli, 1983a), probablemente un Cramaucheniinae (Soria, 2001).

La otra especie referida a *Polyacrodon*, *P. lanciformis*, por el contrario se aleja del tipo estructural observado en los Cramaucheniinae más primitivos, y en contra de la opinión de Cifelli (1983a) no es cogenérico con *Polymorphis* (Odreman Rivas, 1969; Soria, 2001). Debido a que la especie tipo de *Polyacrodon* (*P. ligatus*) es, como se explicó precedentemente, un sinónimo junior de *Polymorphis lechei*, el género válido para *Polyacrodon lanciformis* correspondería a *Decaconus* en el sentido de Simpson (1936d) (ver figura 6.XVIII.) *Decaconus lanciformis* fue considerado como una variante morfológica distinta dentro de los Proterotheriidae (Odreman Rivas, 1969). Sin embargo Soria (2001) citó a *Decaconus lanciformis* no como un Proterotheriidae sino como un Didolodontidae, al igual que Cladera *et al.*, (2004), quienes mencionaron un nuevo registro para el Mustersense de la localidad de la Gran Hondonada.

Decaconus lanciformis es conocido a partir de algunos restos de la dentición superior (lámina 15). Todos los restos provienen de sedimentos atribuibles a la SALMA Mustersense. El tipo (MLP 12-2170) correspondiente a un molar izquierdo que provendría de la localidad Cerro Humo; un M1 con la porción distal del P4 y la mesial del M2 (AMNH 29482), fue colectado en la Formación Musters en el Cerro Blanco, mientras que un fragmento de molar superior (MPEF-PV 1100) proviene de la Gran Hondonada. No existen datos certeros de procedencia del tipo de *Decaconus intricatus* (MACN 10897). *Decaconus lanciformis* corresponde a un taxón válido cuyas afinidades con los Didolodontidae son evidentes, aunque no suficientes para justificar su inclusión en el presente esquema clasificatorio. De entre el conjunto de los didolodóntidos, *Decaconus* es más similar a *Didolodus multicuspis*, pero se diferencia de este taxón y del resto de los didolodóntidos por presentar un paracono más comprimido labiolingualmente y con aspecto lofoide, y la preparacrista y la postparacrista proyectadas en dirección marcadamente labial. El mesostilo está comprimido mesiodistalmente y en continuidad con la preparacrista y la postparacrista, otorgándole un aspecto de cresta transversal y no el de una cúspide bien diferenciada como se observa, por ejemplo, en *Didolodus multicuspis*. *Decaconus lanciformis* constituye un paso más avanzado hacia la buonoselenodoncia

y la conformación de un verdadero ectolofo que lo observado usualmente en los didolodóntidos. Se observa un desarrollo más bunodonte en las cúspides linguales (hipocono y protocono), mientras que las labiales (paracono, mesostilo y metacono) adquieren un aspecto más selenodonte, en particular por las caras labiales más planas y la estilización de las cúspides mesiodistalmente en continuidad con la preprotocrista, la centrocrista y la postmetacrista. Estos caracteres sustentan la asignación provisoria de *Decaconus lanciformis* como un Proterotheriidae con rasgos primitivos, tal como lo clasificara Simpson (1948). En este sentido, es importante destacar que Soria (2001) consideró también la posibilidad de que alguno de los géneros de la SALMA Mustersense que él clasificó como Didolodontidae (*Xesmodon*, *Decaconus*, "*Lambdaconus*" y *Megacrodon*) correspondan en realidad a un grupo que denominó "preproterotérico", el cual consideró que debería tener el rango de familia. Esto se condice también con las observaciones de Ameghino (1904a) y Friant (1967) sobre la presencia de un grupo transicional entre los didolodóntidos y los proteroteridos.

Ameghino (1904a) creó *Proectocion argentinus* sobre la base de dos restos dentales superiores, que posteriormente dividió en *Proectocion precisus* (Ameghino, 1904b), basado en el fragmento de maxilar derecho con P4-M3 (MACN 10679) y relegando a la primera especie un M3 derecho (MACN 10673). El género *Proectocion* fue descripto como un Hyracotheriidae por Ameghino (1904a). Cabe destacar que este autor consideró a este taxón como una forma ancestral del condilartro Phenacodontidae de América del Norte, *Ectocion*, al cual también incluía en los Hyracotheriidae. *Ectocion osbornianus* (calcos MLP de AMNH 16049, AMNH 16124 y AMNH 16049) constituye un fenacodóntido con caracteres dentales avanzados si se considera la marcada tendencia a la lofodoncia, comparable en cierto grado con *Meniscotherium* (calco MLP de AMNH 4410). En efecto, entre los taxones de América del Sur, *Proectocion argentinus* difiere de *Didolodus multicuspis* en un grado comparable al que *Ectocion osbornianus* difiere de *Phenacodus primaveus* (AMNH 15266). La primer referencia del género *Proectocion* a los condilartros es de Osborn (1910) y luego Scott (1937), quienes solo se limitaron a especular sobre la ubicación

sistemática de las formas descritas por Ameghino, pero sin un análisis concreto de los caracteres dentales. Simpson (1948) analizó en detalle la morfología dental de estas especies y reconoció las profundas diferencias con otros didolodóntidos, en especial en el P4, que presenta un alto grado de molarización, con paracono y metacono bien separados y con el borde labial totalmente plano por la incipiente selenodoncia. Sin embargo, ubicó las dos especies de *Proectocion* entre los “condilartros” Didolodontidae. Cifelli (1983a) argumentó además sobre la sinonimia de las dos especies de *Proectocion*, a las que menciona en su trabajo como *Proectocion* spp. Por otra parte, *Oxybunotherium praecursor*, conocido sólo por un resto mandibular derecho con m2-3 (MLP 59-II-28-1) y descrito como un ?Didolodontidae (Pascual, 1965), fue considerado por Cifelli (1983a) como sinónimo junior de *Proectocion*. En el presente trabajo se siguen las observaciones de Cifelli y Soria (1983) y Cifelli (1983a), quienes consideraron a *Proectocion* como un Litopterna Adianthidae⁸.

Lophiodolodus chaparralensis, Stirton (1947) fue descrito sobre la base de un M3 desgastado del Oligoceno de Colombia, y comparado con los didolodóntidos e incluso con pecaríes (Stirton, 1947). Posteriormente, fue listado como un Didolodontidae por Romer (1967) aunque sin discutir su posición sistemática. McKenna (1956) y McKenna y Bell (1997) lo consideraron como un Sirenia con dudas, y su pertenencia a este último grupo requiere confirmación.

Perutherium altiplanense corresponde a un fragmento mandibular (calco MACN 156) proveniente de los niveles inferiores de la Formación Muñami en la localidad de Laguna Umayo, Perú, considerada actualmente como Paleoceno Tardío (Sigé *et al.*, 2004). Este taxón no tiene una posición sistemática precisa. Fue considerado alternativamente como un condilartro o un posible marsupial bunodonte (Grambast *et al.*, 1967; Hoffstetter, 1970), un Peripitychidae (Van Valen, 1978), un

⁸ Soria (2001) en un trabajo publicado mucho tiempo después de su fallecimiento, cita a *Proectocion* en un listado de Didolodontidae, contradiciendo en parte sus propias observaciones en Cifelli y Soria (1983). En este trabajo lo considera como parte del “grupo *Ernestokokenia*”, y asume que las similitudes de la dentición superior con *Didolodus* son producto de una evolución convergente.

condilartro dudoso (Kielan-Jaworowska *et al.*, 1979); un Didolodontidae (Tedford, 1974) y como un condilartro basal ancestral a los Notoungulata (Marshall *et al.*, 1983; Sloan, 1987, Van Valen, 1988). McKenna y Bell (1997) lo consideraron como un posible Didolodontidae o un primitivo Notoungulata. Recientemente, Sigé *et al.* (2004) lo ubican entre los Notoungulata.

Asociado a *Perutherium* fue descubierto un condilartroide mencionado por Keurorrio y Sigé (1984), aunque nunca descripto ni nominado. Posteriormente, Sigé *et al.*, (2004) mencionaron dicho resto como referible a un m3 de un Didolodontidae indeterminado, el cual vinculan por la morfología con *Escribania chubutensis* aunque sin explicitar los caracteres que fundamentan dicha comparación. Este material se encuentra actualmente en estudio (Sigé, comunicación personal) y, en virtud de la ausencia de descripciones o imágenes del resto, no pueden realizarse mayores comentarios. En caso de confirmarse, correspondería a uno de los registros más tempranos y de latitudes más bajas para un didolodóntido.

6. PALEONTOLOGIA SISTEMATICA

Familia Didolodontidae Scott, 1913

Didolodontidae, Bonaparte y Morales, 1997, p. 272. Bond *et al.* 1995, p. 52 tabla 1. Bergqvist, 1996, p. 91, 291, 326; 2002, p. 183. Carrol, 1988, p. 639. Cifelli, 1983a, p. 1-10, 20, 28, 29, 37, 39, 42; 1993, p. 195, 196, 198. Cifelli y Soria, 1983, p. 1. Cifelli y Villaroel 1997, p. 265, 283. Friant 1967, p. 136, 137, 142, 143. Gelfo 2002, p. 11-12 R, 2004a, p. 475, 476, 480, 481, 2004b, p. 12R, 13R. Gelfo y Picasso 2003a, p. 57R. Gelfo y Tejedor 2004, p.48R. Gelfo *et al.* 2004, p. 13R. Gheerbrant *et al.* 2001, p. 113. Horovitz, 2005, p. 64. Lavocat, 1958, p. 23-24. López, 1997, p. 70, 77. López *et al.* 2005, p. 805. McKenna, 1956, p. 741, McKenna y Bell, 1997, p. 365. Muizon y Marshall, 1991, p. 201,202, 211. Muizon y Cifelli 2000, p. 48-50, 69, 70, 105, 115, 117, 121, 122, 123, 131, 133, 134, 137, 140, 142, 143-145. Muizon *et al.* 1998, p. 662. Paula Couto, 1952a, p. 361, 364, 366; 1978, p. 205, 210, 215; 1979, p. 354. Pascual, 1965, p. 60, 61. Pascual *et al.* 1966, p. 8.; 1985, p. 230, 232. Pascual y Odreman Rivas, 1971, p. 376, 378, 381, 384. Prothero y Schoch, 2002, p. 13. Reig, 1981, p. 45, 52, 79, 84, 86 tabla 6, 104, 125, 127. Reguero *et al.* 2002, p. 200, 201. Romer, 1967, p. 385. Scott, 1937, p. 485, 490, fig. 309. Sigé *et al.* 2004, p. 780. Simpson, 1934, p. 6, 8, 1935a, p.5, 12 ; 1945, p. 124; 1948, p. 95, 96, 97, 98, 104, 114, 115, 123, 138, 228; 1967a, p. 72; 1967b, p. 10, 248, 256; 1970, p. 4. Soria 1988, p. 52, 53, 55 1989a, p. 257; 1989b, p.269, 2001, p. 3, 13, 16, 18, 23, 25, 31, 134, 136, 156. Van Valen, 1978, p. 58, 64: figura 3, p. 65 fig 4

Didolodidae Scott, 1913, p. 489.

Bunolitopternidae Schlosser, 1923, p. 525; Abel, 1928

Géneros incluidos: *Asmithwoodwardia*, *Didolodus*, *Escribania*, *Ernestokokenia*, *Lamegoia*, *Paulacoutoia*, *Paulogervaisia*, *Raulvaccia*, *Salladolodus* y *Xesmodon*.

nomen dubium: *Megacrodon*

species inquirenda: "*Lambdaconus*" *alius*

Diagnosis: "Ungulados" con dentición estrictamente bunodonte y braquiodonte. Dentición completa. Cúspides de los molares generalmente de base amplia e hinchada, nunca

estilizadas, lofoides o selenodontes, sin pliegues labiales en el paracono o el metacono como se observa entre los Protheriidae. P4 con molarización marcada pero sin desarrollar hipocono. Con paracónulo y metacónulo usualmente presente, al igual que el metacono. Esta última más o menos separada del paracono, pero siempre distinguible. M1-2 con hipocono, M3 con hipocono más o menos desarrollado pero distinguible cuanto menos como una protuberancia del postcángulo. El p4 presenta un pequeño paracónido como una protuberancia de la paracrístida. Los m1-2 con talónidos usualmente más anchos que el trigónido. Tarso sin contacto astrágalo-cuboidal; astrágalo sin crestas trocleares prominentes; con foramen astragalar y surco latero-posterior que parte del foramen astragalar; cabeza del astrágalo expandida transversalmente; faceta maleolar media del astrágalo extendida sobre la cabeza pero con la porción distal recurvada medialmente; tubérculo peroneal del calcáneo extendido posterodorsalmente, y terminando en la base de la prominencia ectal.

Observaciones y comentarios generales sobre los Didolodontidae

En las diversas propuestas de Ameghino, los “condilartros” de América del Sur quedaron reunidos en familias ya conocidas de América del Norte, y en casos parciales en nuevas familias, pero nunca con la extensión que tuvo posteriormente la familia Didolodontidae. Osborn (1910) clasificó a los géneros de Ameghino *Didolodus*, *Notoprotogonia*, *Lambdaconus* y *Proectocion* dentro de una familia incierta de “Condylarthra”, como si reconociera implícitamente la necesidad de diferenciar estos taxones de los restantes “condilartros” de América del Norte. Es Scott (1913) quien refiere los mencionados géneros a una nueva familia: Didolodidae, aunque confundiendo el nombre de *Notoprotogonia* por el de *Notoprogonia*, error tipográfico que repitiera también posteriormente (Scott, 1937). A diferencia de las concepciones de Ameghino y de Osborn, Scott la ubica, conjuntamente con las familias Macrauchenidae y Protheriidae, en los Litopterna. Sin embargo, no realiza una diagnosis formal de la misma ni comenta el criterio seguido para considerar a estas formas como parte de los Litopterna y no de los “Condylarthra”.

Schlosser (1923) refiere los mismos taxones a una nueva familia: Bunolitopternidae, omitiendo Didolodia, pero refiriéndolos también a los Litopterna. Esta propuesta fue solo

seguida por Abel (1928). El nombre propuesto por Schlosser (1923) es inválido debido a que no existe ningún género denominado "*Bunolitopterna*" y además, el propuesto por Scott conservaría prioridad. Simpson (1934d) enmienda el nombre de la familia por el de Didolodontidae y los ubica entre los Condylarthra. En una edición posterior de su trabajo, Scott (1937) acepta el tratamiento y las observaciones de Simpson y ubica con dudas a los Didolodontidae como Condylarthra. La enmienda de Simpson de "Didolodidae" a "Didolodontidae" se debe al correcto derivativo del nombre de la familia a partir del género *Didolodus*, y debido a su utilización posterior en la literatura, y que corresponde a la primera diagnosis formal de la familia, el nombre "Didolodontidae" es válido según el artículo 11.7.2 del ICZN (1999).

Simpson (1948) destaca que resultaba imposible en ese momento brindar una definición morfológica que incluyera a todos los géneros sudamericanos y no a los "condilartros" de América del Norte. En su concepción de esta familia, la distinción con los Litopterna era también problemática y dificultosa, "*...according to this view the Litopterna, are in effect, no more than advanced condylarths surviving in South America long after this general structure grade had been replaced elsewhere by still more progressive condylarth derivatives, the perissodactyls and artiodactyls.*" (Simpson, 1948, p. 95).

Por otra parte, Reig (1981), al igual que antes Osborn (1910), consideró a los Didolodontidae como una familia *incertae sedis* dejando abierta la posibilidad de ubicarla en los "Condylarthra", entre los Litopterna, o "*...agrupar los Didolodontidae en un orden ad hoc, de los cuales habrían surgido los distintos linajes de Meridiungulados, orden para el cual existiría disponible el nombre Didolodia, propuesto por Roth en 1927 (ver Simpson, 1948:95)*" (Reig, 1981: 79). Cabe destacar, sin embargo que en la mencionada publicación de Roth no se propone ninguna categoría y ni siquiera se menciona el nombre "Didolodia". Es probable que Simpson en su cita haya confundido el error tipográfico de Roth, quien se refiere a "*Didolodus*" como "*Didalodus*".

Posteriormente, Cifelli (1983) en su diagnosis de los Didolodontidae utilizó fundamentalmente caracteres tarsales y un rasgo dental, la presencia de hipocono en el M3, para diferenciarlos de los Litopterna. Sin embargo, es importante destacar determinados puntos. Todos los taxones referidos a didolodóntidos han sido creados sobre la base de restos dentales. No se conocen restos postcraneanos descubiertos en

asociación directa con dichos taxones, sino que los escasos elementos tarsales se han reasociado, en el mejor de los casos, a partir de inferencias fundamentadas en métodos de regresión y considerando la abundancia relativa (Cifelli, 1983b; Bergqvist, 1997), mientras que en otras oportunidades se han descrito restos tarsales pero sin una explicación de dichas asignaciones, tal como se discutió precedentemente. En este sentido, solo a dos especies se les ha adjudicado restos postcraneales, lo que convierte a cualquier diagnóstico basada exclusivamente en dichos elementos en poco útil debido a la gran cantidad de taxones incontrastables en una filogenia. La presente diagnóstico, si bien provisoria en consideración de lo mal conocido de muchos taxones, no solo incluye los elementos tarsales, sino que se han ampliado y explorado distintos caracteres dentarios a fin de comprender las relaciones filogenéticas y permitir la correcta identificación de los materiales.

***Didolodus* Ameghino, 1897.**

Didolodus Ameghino, 1897a, p. 437; 1902b, p.24. Bergqvist, 1996, p. 178. Carroll, 1988, p. 549 fig 21.71 a y b. Cifelli 1983a, p. 3-9, 11, 15, 28, 29, 37, 38; 1985a, p. 24 tabla 9; 1993, p.195-211. Cifelli y Soria, 1983, p. 20. Cifelli y Villaroel 1997, p. 283. Dixon *et al.*, 1993, p. 246-, 248. Friant 1967, p. 136. Gelfo 2004a, p. 475, 478, 481 tabla 1, 482 .Gheerbrant *et al.* 2001, p.113. Gregory, 1910, p. 372, 373, 382, 383, 410, 516. Lavocat, 1958, p. 23. Loomis, 1921, p. 191. Mckenna, 1956 p. 737- 739, 741; Mckenna y Bell, 1997, p. 365. Osborn, 1910, p. 546. Pascual, 1965, p. 61, 64. Paula Couto, 1952a, 361, 362, 364, 366; 1979, p. 355, 358, 359- 361. Prothero *et al.* 1988, p. 220. Reig, 1981, p. 45. Romer, 1967, p. 243 figura 350; p. 244, 259, 339, 350. Schlosser, 1923, p. 525. Scott, 1913, p. 489; 1937, p. 490. fig. 309. Simpson 1934, p. 7; 1935b, p. 8; 1945, p. 124, 316; 1948, p. 95-99, 104, 113-115, 123, 132, 135, 136, 138; 1967a, p. 10, 11; 1970, p, 4. Soria, 2001, p. 18, 19, 134-136. Thenius, 1989, p. 299, 300, Van Valen, 1978, p. 58, 65 fig. 4

(*non* Ameghino, 1899, p.12)

Didalodus Roth, 1927, p. 200, 247, 248, 249. (error tipográfico)

Lonchoconus Ameghino, 1901, p. 379; 1904b, p. 79, 1906, p.467. Roth, 1927, p. 249. Schlosser, 1923, p. 525.

Nephacodus, Ameghino, 1902a, p.19.

Cephanodus, Ameghino, 1902.

Argyrolambda Ameghino, 1904a, vol. 57 p. 338, 1904b, p.122, 1906, p. 467. Lavocat, 1958, p. 23. Romer, 1967, p. 385. Schlosser, 1923, p.525. Simpson 1945, p. 124; 1948, p. 98, 104

Tipo: *Didolodus multicuspis* Ameghino 1897

Diagnosis: Didolodóntidos con molares superiores con protostilo bien desarrollado sobre el precíngulo, mesiolingual al paracónulo y mesiolabial al protocono. Cónulos sin desarrollo de la crista premetaconular. La centrocrista se extiende labialmente contactando un robusto mesostilo, que no queda rodeado por el cíngulo labial.

Observaciones y comentarios del género *Didolodus*

En la referencia realizada por Roth (1927) la utilización de *Didalodus* parece corresponder, tal como lo observa Simpson (1948), a un error tipográfico. En efecto, menciona: "Puede verse en un maxilar de *Didalodus multicuspis*, que en el tercero y cuarto premolar, el cíngulo lateral posterior es un poco abultado, que en los molares se transformó en un hipocono (lofo?), y que el último molar ha formado un tubérculo medio" (Roth, 1927: p. 247). Debido a que no existe un género formalmente descrito con el nombre de *Didalodus*, y que la descripción brindada por Roth, así como el epíteto específico utilizado, corresponden al género *Didolodus* descrito por Ameghino, se fundamenta la interpretación de un error tipográfico.

Ameghino (1901) crea *Lonchoconus lanceolatus* sobre la base de un molar superior izquierdo (MACN 10730), aunque descrito originalmente como derecho. Ameghino (1904b) lo menciona como un molar derecho en los pies de las figuras 79 y 544, pero como izquierdo en las figuras 170, 260, 307 y 544. Ameghino menciona, para esta especie, un molar superior cuadrangular con los seis tubérculos normales bien desarrollados, más un pequeño tubérculo interlobular en el medio de la cara externa –correspondiente al mesostilo- y un tercer tubérculo medio en el lado posterior. Debido a que este molar es izquierdo, el mencionado lado posterior es en realidad anterior (Simpson, 1948), y el tubérculo medio constituye en realidad la cúspide cingular anterior, también presente en los

restos referidos por Ameghino a *Didolodus*, básicamente visibles cuándo el desgaste sobre el mencionado cíngulo no es demasiado fuerte.

Nephacodus latigonus Ameghino (1902a) fue definido originalmente sobre la base de dos molares inferiores, un m1 y m2, si bien Simpson (1948) solo menciona haber encontrado uno a uno de estos en su revisión (MACN 10725, el m2). La principal diferencia mencionada por Ameghino para este taxón respecto a *Didolodus* corresponde a que el lóbulo posterior está constituido por un gran tubérculo cónico externo -hipocónido-, un tubérculo más pequeño en el lado interno opuesto al anterior –entocónido- y el dentículo medio posterior –hipoconúlido- de gran tamaño y situado en la línea media pero más distal que en *Didolodus*. El resto de los caracteres se corresponden con aquellos de *Didolodus*, como la presencia de una cúspula sobre la crístida oblicua.

Cephanodus colligatus fue definido por Ameghino (1902b) sobre la base de materiales originalmente descriptos como *Didolodus colligatus* (MACN 10736) (Ameghino 1902a), y cuyo carácter más importante para justificar una separación genérica correspondería a la mayor altura del trigónido que formaría una cresta transversal , pero con clara delimitación de sus cúspides. Estas diferencias corresponden a efectos diferenciales de desgaste, tal como lo observara Simpson (1948), y no sustentan una propuesta de separación genérica.

Argyrolambda conidens fue creado por Ameghino (1904a) sobre la base de un molar superior, probablemente correspondiente a un M1, sin desgaste ni raíces y con la porción distolingual rota a la altura del hipocono, que se encuentra brevemente insinuado por una elevación de esmalte entre el metacónulo y el protocono (MACN 55-8). Ameghino (1904b, p. 123, fig. 140) se refiere a este material con otro epíteto específico: “*conulifera*”, pero la correcta grafía anterior y en referencias posteriores demuestra tratarse de un error tipográfico. En la primera revisión de Simpson (1948), los materiales se encontraban perdidos, y fueron relocalizados posteriormente por la Dra. Cattoi del MACN, y reestudiados por Simpson (1967a), quien consideró escasas las diferencias de este género con *Didolodus*, y creo la nueva combinación *Didolodus conidens*. Sin embargo, destaca “*Probably synonymous with Didolodus multicuspis, but protostyle perhaps somewhat stronger*” (Simpson, 1967: p.10-11). En efecto el tamaño del paracónulo es algo mayor que en el tipo de *Didolodus multicuspis* (MACN 10690), pero comparable con el de otros

materiales de desgaste similar no existiendo otras diferencias que justifiquen una separación a nivel genérico ni específico; por lo tanto, *Argyrolambda conidens* se considera en este trabajo como sinónimo junior de *Didolodus multicuspis*.

El género *Didolodus*, en la concepción que se brinda en este trabajo, consta de tres especies: *Didolodus multicuspis*, *D. minor*, y *D. sp. nov.* Estas constituyen tres especies distinguibles en rasgos generales por sus medidas (figura 6.I), pero también por la presencia de caracteres cualitativos que se discuten a continuación.

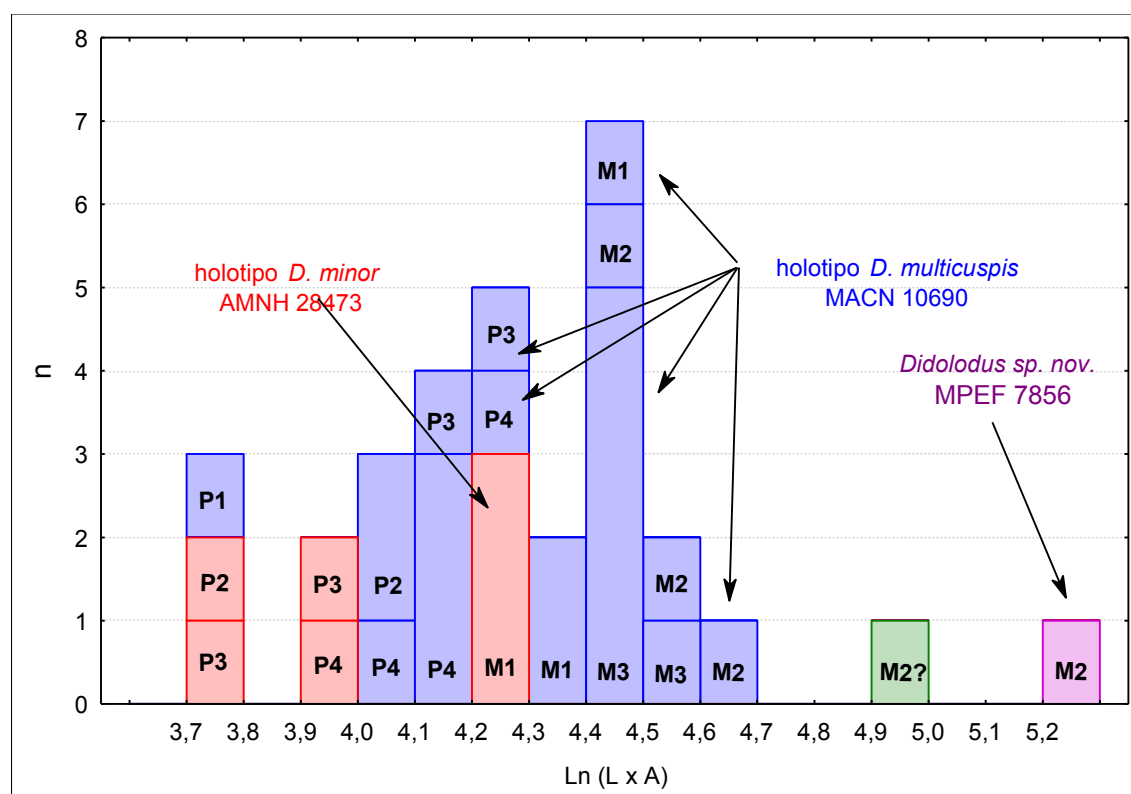


Figura 6.I. Tamaño de los molares superiores de las especies de *Didolodus* expresadas en Ln (ancho x largo) de *Didolodus multicuspis*, *Didolodus minor*, *Didolodus sp.* y *Didolodus sp. nov.*, y el número de materiales medidos (n). Todas las medidas del eje X en milímetros²

***Didolodus multicuspis* Ameghino, 1897**

Láminas 1-3 y tabla de medidas (Anexo)

Didolodus multicuspis Ameghino, 1897a, p. 437, fig. 22; 1902b, p. 24, fig. 9-10; 1904b, p. 80, fig. 80, 150, 181, 272, 397, 398, 545, 546, 572; 1904d, p. 67 fig. 56; 1906, p. 295, fig. 83. Cifelli 1983a, p. 5, 7 fig 1, 8 fig 2; 1985, p. 4 tabla 1, 23. Gelfo 2004a, p. 478, 476,

480, McKenna 1956, p. 738. Muizon y Cifelli 2000, p. 54, 70, 104, 62 tabla 14. Pascual, 1965, p. 60, 64. Pascual y Odreman Rivas, 1971, p. 378. Paula Couto, 1952a, p. 364; 1979, p. 358. Simpson, 1948, p. 98-105, 107, 113, 132, 135, 137 Tabla 10, figura 1-8; figuras del texto 24-28; 1964, p. 10-11; 1967a, p. 11; 1970, p. 4, 6,7, 13 Fig. 4. Soria 1988, p. 52, 1989, p. 262, 266, 267 fig. 4: B-B', 2001, p. 133

Didalodus multicuspis Roth, 1927, p. 247.

Didolodus crassicuspis Ameghino, 1901, p. 376; 1902b, p.25, fig. 11; 1904a, vol. 57 p. 333; 1904b, p.121, fig. 137, 182, 450, 547; 1904d, p. 67, fig. 57; 1906, p.297, fig. 93. Schlosser, 1911, p. 441, fig. 606, 1923, p. 525, fig. 648 (en ambas publicaciones figura el tipo de *Didolodus multicuspis* (MACN 10690) correspondiente a un maxilar con P2-M3 y el tipo de *Didolodus crassicuspis* (MACN 10690), bajo la leyenda de esta última especie, pero tal como indica Simpson (1948), la primera, *D. multicuspis* tiene prioridad)

Didolodus dispar Ameghino, 1904a, vol. 57, p.333

Lonchoconus lanceolatus Ameghino, 1901, p.379; 1904b, p. 79, fig. 79, fig 79, 170, 260, 307, 544, 571; 1906, p. 295, fig. 85.

Didolodus colligatus Ameghino, 1902a, p.18.

Cephanodus colligatus Ameghino, 1902b, p. 25, fig. 12; 1906, p. 329, fig. 153.

Nephacodus latigonus Ameghino, 1902a, p. 19; 1902b, p.24 fig. 8; 1906, p. 295, fig. 84.

Didolodus latigonus Simpson, 1948, p.103, 105. Pascual y Odreman Rivas, 1971, p. 378.

Argyrolambda conidens Ameghino, 1904a, vol. 57 p. 338, 1904b, p.395, 1906, p. 298; Fig. 94, Simpson, 1948 p. 104. Pascual y Odreman Rivas, 1971 p. 378.

Argyrolambda conulifera Ameghino, 1904b, p. 123 fig. 140. [error tipográfico] de *Argyrolambda conidens*.

Didolodus conidens Simpson, 1967, p.10

Holotipo: MACN 10690 fragmento maxilar izquierdo con los P2-M3 y los alvéolos del C, P1.

Tipos del sinónimo: *Didolodus crassicuspis* MACN 10689, fragmento mandibular derecho con p2-m3. *Didolodus dispar*, MACN 10733 M2 derecho partido. *Lonchoconus lanceolatus* MACN 10730, M1 izquierdo. *Didolodus colligatus* MACN 10736, m3 derecho, p3-4 y m3

izquierdo. *Nephacodus latigonus* MACN 10725, m2 izquierdo. *Argyrolambda conidens* MACN A55-8, M1 derecho.

Hlpodigma: el tipo, los tipos del sinónimo y MACN 10720: fragmento de mandíbula derecha con el m3; MACN 10738: P1-2 derecho; MACN 10728: m3 derecho; MACN 10729: M2 izquierdo; MACN 16377: M2 izquierdo; AMNH 28475: mandíbula derecha con p4- y m2-3; AMNH 28738: M3 izquierdo; AMNH 28774: p4 izquierdo; AMNH 28899: M1-2 derecho; CNHM P13499: m2-3 izquierdo; MHN TC. 4: rama mandibular derecha p2-4 y m3 aislado; MLP 59-II-28-167: fragmento mandibular izquierdo con m1; MLP 59-II-24-511: m1 derecho; MLP 59-II-24-226: M3 izquierdo; MLP 59-II-24-521: m2 izquierdo; MLP 59-II-24-265: fragmento de m3 izquierdo; MLP 59-II-24-195: fragmento de m3 derecho; MLP 59-II-28-14: fragmento mandibular izquierdo c/ p4 fragmentado y m1-3; MLP 59-II-24-289: p4 derecho; MLP 59-II-24-543: p4 derecho; MLP 59-II-24-290: p4 derecho; MLP 66-V-4-3: m1 derecho; MLP 52-X-4-1: fragmento mandibular con m2-3 izquierdo; MLP 59-II-24-452: m3 derecho; MLP 66-V-5-92 (1) P3? derecho; MLP 66-V-5-92 (2): P4 izquierdo; MLP 66-V-5-92 (3): P4 derecho MLP 59-II-24-225: M3 derecho; MLP 61-VIII-3-208: M3 izquierdo

Procedencia estratigráfica y Edad: Los tipos de *D. multicuspis*, *D. crassicuspis*, *D. dispar* presentan como único dato de procedencia estratigráfica “Capas con Notostylops” (Ameghino, 1897, 1901, 1902a, 1904) o Casamayorenses de Patagonia (*sensu* Simpson, 1948). La unidad portadora es el miembro Gran Barranca de la Formación Sarmiento. Todos los restos corresponden a la SALMA Casamayorenses, subedad Barranquense (Eoceno Medio). Los materiales de la localidad Río Chico Oeste de Ameghino pueden ser tanto vaquenses como barranquenses, y no se cuenta con información fidedigna de su procedencia. Cifelli (1985) especuló sobre la posibilidad de que la fauna de esta localidad podría representar, en realidad, una mezcla colectada de distintos horizontes, o incluso una fauna de edad intermedia entre las subedades Vaquense y Barranquense.

Procedencia geográfica: Todos los especímenes provienen de la Argentina. Los siguientes materiales fueron colectados en la Provincia de Chubut: el tipo de *Nephacodus latigonus*, MACN 10725 y MACN 10728, que provienen de los bancos superiores de las

capas casamayorenses de la localidad denominada Río Chico Oeste. Simpson (1948) asume que el resto de los especímenes asignados a *Didolodus* por Ameghino (1897) provienen de la Barranca Sur del Lago Colhué-Huapí, a la cual considera la localidad tipo de las mencionadas especies más allá de la precariedad de los datos. Con certeza proviene de esta misma localidad el material aquí referido a esta especie de la Colección Tournouër (MHN TC 4) con etiqueta “Cerro Negro”, y los materiales MACN 10720, MACN 10729, MACN 10738, AMNH 28475, AMNH 28738 y AMNH 28774. AMNH 28899 procede de Bahía Solano; MLP 59-II-28-167 de Cerro Conhue; MLP 59-II-28-14, MLP 66-V-4-3, de la Aguada de Batistín; MLP 59-II-24-511 y los tres incluidos bajo la denominación MLP 66-V-5-92, del Cerro Guacho; MLP 52-X-4-1 de Pampa de María Santísima. CNHM P13499 procede de Punta Casamayor según los datos de colección aunque la mayor parte de los materiales con dicha procedencia provienen en realidad del denominado Cañadón Lobo o Tournouër, Provincia de Santa Cruz (Simpson, 1948, 1964, 1967a, b).

MACN 16377 Provincia de Mendoza, 30 km al SW de San Rafael (ver comentarios sobre el Casamayorense de Mendoza en “3.a. Procedencia del material estudiado”)

Diagnosis: I²/3 C1/1 P4/4 C3/3; mayor que *Didolodus minor* y menor que *Didolodus* sp. nov. Molares superiores con cíngulo labial marcadamente interrumpido a nivel del mesostilo, centrocrista robusta y bien marcada proyectada labialmente hacia el mesostilo; último molar superior de contorno trapezoidal por la disposición más lingual del hipocono respecto de los dos primeros molares, de contorno rectangular. Molares inferiores con crístida oblicua robusta y siempre con centrocónido bien desarrollado y voluminoso.

Descripción: El P1 (conocido por MACN 10738) presenta las raíces confluentes pero divididas hacia el ápice en una porción mesiolabial y otra distal. El P2 es de contorno triangular y con el eje mayor orientado en sentido mesiodistal. Existe una única cúspide principal, el paracono, de posición mesiolabial, levemente comprimido transversalmente. Una débil cresta conecta el ápice del paracono con una pequeña cúspula distolabial, presumiblemente correspondiente al metacono. El cíngulo labial se continúa con el posterior, el cual se extiende hasta la cara lingual, donde se eleva brevemente en un muy pequeño protocono. El P3 es de contorno más rectangular, con la porción labial más recta y

la lingual redondeada. Al igual que el P4, es un diente transversalmente elongado, pero se diferencia de éste por ser algo más voluminoso, en particular por el amplio desarrollo del postcíngulo. El paracono constituye la cúspide más voluminosa, y en la misma línea labiolingual se ubica el protocono, de menor tamaño. Los cíngulos anterior, labial y posterior se encuentran bien desarrollados. El parastilo y el metastilo se ubican sobre la misma línea mesiodistal. En contacto con la base del paracono y con el protocono se ubica un pequeño paracónulo (protocónulo en la nomenclatura utilizada por Simpson, 1948). El metacónulo no está presente en el P3, pero su desarrollo es variable en el P4, donde parece desaparecer rápidamente debido al desgaste.

Los M1-2 son de contorno rectangular, más anchos mesiodistalmente que los premolares, siguiendo el eje mayor labiolingual. El M3 varía por presentar el eje mayor levemente desplazado y proyectándose desde el paracono hacia el hipocono, modificando sensiblemente el contorno del diente a una figura trapezoidal.

El M1 presenta paracono, metacono y protocono prácticamente de la misma altura y volumen, así como el hipocono, el cual es levemente más bajo. Los cónulos son más bajos y pequeños pero bien diferenciados, siendo el paracónulo levemente mayor que el metacónulo. El paracónulo se ubica en la misma altura que el paracono y levemente más anterior que el protocono. El metacónulo se ubica prácticamente a la misma altura del metacono o levemente más mesial. La crista preparaconular se proyecta mesiolabialmente y se une al precíngulo antes de su extremo labial (zona del parastilo). Tanto la crista postparaconular como la premetaconular se encuentran ausentes. La crista postmetaconular se une al postcíngulo antes que este alcance al metastilo. Si bien las cristas preparaconular y la postmetaconular contactan los cíngulos anterior y posterior respectivamente, el primero de ellos se proyecta desde el paracónulo con una dirección claramente mesiolabial. Por otro lado, la crista postmetaconular lo hace en dirección posterior o con una escasa componente labial. Según Ameghino (1901) y Simpson (1948), de la observación puntual del material referido originalmente a *Lonchoconus lanceolatus* (MACN 10730), el paracono y el metacono se encuentran algo comprimidos transversalmente, dando un aspecto lanceolado. Sin embargo, la base de ambas cúspides presenta un contorno claramente redondeado en su base, sobre todo en la cara labial. Esto contrasta con lo observado en *Proectocion argentinus* (MACN 10763) donde el sector labial

de dichas cúspides está claramente comprimido en sentido labio-lingual, y las bases del paracono y metacono no son redondeadas. El aspecto lanceolado de *Lonchionus lanceolatus* se limita únicamente al desarrollo de la preparacrista, centrocrista y postmetacrista, las cuales son muy marcadas y más evidentes, como ocurre en materiales con escaso o nulo desgaste. El mesostilo es una cúspide prominente y de gran tamaño, en una posición algo posterior, más labial al metacono que entre el paracono y el metacono. Su desarrollo interrumpe la continuidad del cíngulo labial, el cual se proyecta desde el metastilo hasta la cara más posterior del mesostilo, y desde la porción anterior de esta última cúspide anteriormente, hasta el pequeño parastilo. El precíngulo, por su parte, se proyecta desde el parastilo hasta la base del protocono, y presenta un protostilo de tamaño similar al metacónulo, entre el paracónulo y el protocono, de modo que el cíngulo se proyecta brevemente más allá de ésta. El hipocono es la cúspide de mayor tamaño y se ubica levemente más lingual que el protocono. Esta tendencia se incrementa desde el M1 al M3. El hipocono se encuentra íntimamente vinculado con el postcíngulo, y en aquellos materiales con escaso desgaste es común observar, sobre dicho cíngulo, una pequeña cúspide accesoria, mesiolabial al ápice del hipocono (por ejemplo, en el molar superior derecho MLP 59-II-24-226). También es frecuente la presencia de una pequeña cúspide entre el hipocono y el protocono, que surgen como pequeñas prominencias del esmalte en el sector lingual de la base.

El M2 es cualitativamente similar al M1, pero difiere por ser un diente más rectangular con el eje transversal mayor que en el M1. Además, el hipocono es proporcionalmente más grande y su base se encuentra más expandida lingualmente.

El M3 es transversalmente más angosto que el M2, aunque prácticamente del mismo largo. El eje mayor del diente transcurre desde el ápice del hipocono al parastilo, dándole al diente un contorno romboidal. El metacono y el metacónulo se encuentran proporcionalmente más reducidos. El postcíngulo, sobre todo a nivel del contacto con el hipocono, es más ancho que en los molares precedentes.

De los pocos datos de la morfología craneal puede observarse que el foramen infraorbital es doble, siendo la abertura anterior mayor que la posterior. Se encuentra por encima de la porción distal del P3 y el P4, se ubica a menos de la mitad de la distancia de la sutura maxilo-nasal. La posición es muy anterior para el foramen infraorbital, si se

compara con los cráneos conocidos para “condilartros” del Hemisferio Norte, como *Phenacodus intermedius*, donde se ubica dorsal al M1, y semeja más a *Phenacodus wortmani* y *Ectocion*, con una posición más rostral (Thewissen, 1990). La escasa separación entre los premolares a diferencia de lo observado en *Phenacodus*, donde estos se encuentran más distanciados, o en *Ectocion* donde se ubican aun más separados, y el cráneo es más alargado u hocicudo, parece indicar que *Didolodus multicuspis* presentaba un cráneo más corto. El maxilar no parece contribuir en gran medida en la conformación de la arcada zigomática, y lo hace principalmente sobre el M2-3. El yugal conforma su superficie externa y alcanza anteriormente el lacrimal, el cual presenta una breve expansión anterior. El foramen preorbital se ubica en el lado facial del anillo orbital. Como observara Simpson (1948) esta porción del cráneo recuerda a los “condilartros” holárticos por un lado, y a los Litopterna por otro. El foramen preorbital de *Didolodus multicuspis* es doble y similar a lo que se observa en *Diadiaphorus majusculus* Ameghino, 1887, (Soria, 2001), y contrasta con lo observado en otros “ungulados” sudamericanos donde, por ejemplo, el foramen infraorbitario es múltiple y se encuentran alejados de la órbita, como en *Trigonostylops wortmani* Ameghino, 1897, o el foramen simple y cercano a la órbita de *Astrapotherium* (Simpson, 1933b; Simpson, 1967a).

De la dentición inferior no se conocen los incisivos, caninos ni el primer premolar de esta especie. Por la morfología de sus alvéolos, únicamente conocidos en el material tipo, los incisivos parecen haber sido levemente procumbentes, tal como se observa en *Phenacodus primaveus* (calco MACN 18808). Los alvéolos de los i1 e i2 son de tamaño similar mientras que el i3 es de mayor tamaño. El alvéolo del canino es solo levemente procumbente y es prácticamente el doble del tamaño del alvéolo del i3. El p1 es unirradicado y el alvéolo casi tan largo como el del canino.

El p2 se encuentra profundamente desgastado en el material tipo. Aparentemente, estaba constituido por una única cúspide principal alargada en sentido mesiodistal, seguida de una pequeña y corta repisa posterior con una pequeña cúspide. Esta última se vincula con la cúspide principal a través de una cresta, y a través de sendas crestas laterales que rodean la porción posterior del diente. El desgaste principal de este premolar en el material tipo se ubica sobre la cara lingual de la cúspide principal, actuando la porción mesial de la misma a modo de cresta cortante. Los otros p2 atribuidos tentativamente a esta especie

(MLP 61-VIII-3-454 y MLP 59-II-24-594) presentan una cúspide principal levemente comprimida labiolingualmente, son más pequeños (figura 6.II.) y no presentan tan diferenciada la porción posterior. Por tamaño, parecen aproximarse más al p2 de *Didolodus minor*; sin embargo debido a que estos restos no fueron descubiertos en asociación con otros indudablemente referibles a esta última especie, su asignación definitiva no puede ser confirmada.

El p3 es un diente más globoso en su base, y más ancho. Toda la zona correspondiente al trigónido se encuentra eliminada por desgaste.

El p4 presenta un trigónido bien constituido, con tres cúspides bien desarrolladas. El metacónido es la cúspide más lingual y se encuentra desplazada posteriormente respecto al protocónido. Según Simpson (1948), el metacónido es más pequeño que el protocónido tal como se observa en el p4 de AMNH 28475, sin embargo esto parece ser algo variable si se lo compara por ejemplo con el p4 de MACN 10689 en donde el tamaño es similar. El paraconido es la menor de las tres, y presenta un contorno circular. Se ubica anteriormente y solo algo lingual respecto del protocónido. El talónido es corto en sentido mesiodistal y presenta una cúspide de contorno circular, de posición más labial. El talónido se encuentra dividido en una porción lingual mayor y una labial menor por una crístida redondeada, probablemente serialmente homóloga (Van Valen, 1994) de la crístida oblicua de los molares, que se proyecta desde una cúspide de posición mesial en el talónido hasta la porción distal del trigónido, aproximadamente entre el protocónido y el metacónido. Si bien la mencionada cúspide del talónido tiene una posición algo mesial, correspondería a un hipocónido, si se asume como válida la homología de la crístida oblicua. Posteriormente, esta cúspide proyecta dos crístidas, una lingual y otra labial, que rodean el borde posterior del talónido a modo de cingúlido.

Los molares inferiores tienen un rango variable de tamaño (figura 6.II.) El m1 y m2 presentan prácticamente la misma estructura. El trigónido y el talónido son prácticamente del mismo tamaño, siendo usualmente este último más ancho, y el primero algo más elevado. El trigónido posee las tres cúspides visibles solo en materiales con escaso desgaste. El paraconido en vista oclusal algo más labial que el metacónido, se encuentra sumamente apretado a la base del metacónido, y tiende a desaparecer rápidamente al comenzar el desgaste. En vista lingual, ambas cúspides están separadas por un breve

surco cerca del ápice de las cúspides, pero sus bases se encuentran totalmente fusionadas lo que determina la pronta eliminación del paracónido al progresar el desgaste. El protocónido es la cúspide más prominente. El área interna del trigónido está claramente reducida a un corto segmento de dirección mesiodistal, limitado labialmente por la base del protocónido, lingualmente por la base del reducido paracónido. Este segmento se ensancha levemente en su porción más mesial, distal de la paracrístida, y mesial a la protocrístida. La paracrístida es corta, cóncava posteriormente, y usualmente se identifica una pequeña cúspide sobre ella en su porción media. La protocrístida no es tan curvada como la paracrístida, pero se proyecta distolingualmente por la ubicación más posterior del metacónido respecto del protocónido. La cuenca del talónido se encuentra prácticamente obliterada por el gran desarrollo de las cúspides y sus bases bulbosas. La cuenca del talónido corresponde a un surco transversal entre el metacónido y el entocónido, que se abre lingualmente. El hipocónido es la cúspide más voluminosa, y proyecta una crístida oblicua baja y redondeada hacia la cara labial del metacónido. Esta crístida presenta una cúspide en su parte media, el mesocónido, más o menos visible según el grado de desgaste de los materiales. El entocónido es pequeño y subcónico, se ubica solo algo más posterior que el hipocónido, y próximo al hipoconúlido. Esta última cúspide, la de menor tamaño del talónido, tiene posición mesial y corresponde a la cúspide más distal. Se encuentra separada del entocónido por un surco que corre prácticamente perpendicular a la cuenca del talónido, y unida al hipocónido por una hipocrístida. Esta relación entre el hipocónido y el hipoconúlido no enmascara la individualización de las cúspides, cuyas bases se encuentran claramente delimitadas. El postcingúlido es corto y desciende labial y lingualmente desde el hipoconúlido a la porción posterior del hipocónido, por un lado, y a la distal del entocónido por otro. El precingúlido en la base del trigónido describe un arco cóncavo posteriormente, pero no se proyecta sobre la cara lingual ni la labial del diente.

El m3 es el molar más alargado mesiodistalmente. Aparentemente ésto se debe a la ubicación más distal del hipoconúlido que, a diferencia de los molares precedentes, es de mayor tamaño que el entocónido, y se encuentra claramente separada del resto de las cúspides del talónido. La cuenca del talónido es más amplia y también abierta lingualmente. El entocónido queda aislado por un profundo y ancho surco que se origina distal, bordea el sector labial de la base de dicha cúspide y se continúa con el resto de la cuenca originando

un surco en forma de “v” con el vértice apuntando al hipocónido. El protocónido es proporcionalmente algo mayor que en el m1 y m2; en el material tipo la paracrístida presenta dos cúspides redondeadas.

La mandíbula de *Didolodus multicuspis* es alargada y estilizada; en el material tipo se encuentran ambas ramas unidas por la sínfisis. Esta última es alargada y termina a la altura del p2. En este espécimen existe un foramen mental doble debajo del p1 y la porción posterior del canino, y otro foramen, simple y más pequeño, entre el p4 y el m1. El proceso coronoides surge inmediatamente posterior al m3.

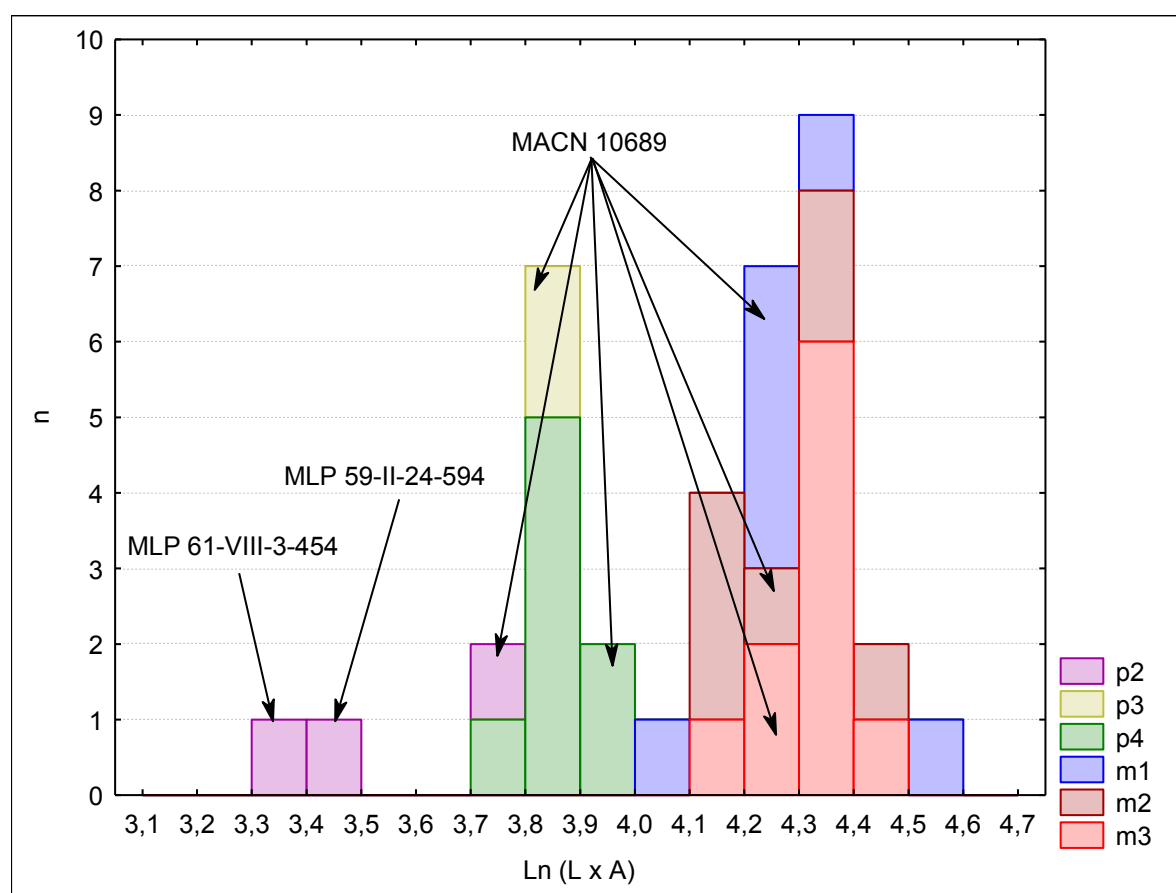


Figura 6. II. Tamaño de la dentición inferior de *Didolodus multicuspis* expresada en mm² .

En el eje X el Ln del área oclusal, y en el eje Y el número de materiales medidos. Se indica en particular el tamaño del tipo, y en distintos colores los premolares y molares.

Observaciones y comentarios sobre *Didolodus multicuspis*

La gran cantidad de especies que en el presente trabajo fueron consideradas sinónimos junior de *D. multicuspis* han sido, en muchos casos, sugeridas ya por Simpson

(1948). La ausencia de nuevos materiales que puedan ser referidos a estas especies, y la alta variabilidad observada en los taxones que sirvieron de base a las comparaciones, sobre todo entre los condilartros de América del Norte y entre los Mioclenidae, han sido determinantes para considerar las sinonimias. *Didolodus multicuspis* es, sin dudas, el mejor conocido y más abundante de los “condilartros” patagónicos. Presenta una amplia variabilidad tanto en sus tamaños como en la presencia de cúspides supernumerarias en los molares, lo cual desde una perspectiva histórica ha dificultado el reconocimiento y la delimitación de las especies incluidas en el género *Didolodus*, en especial considerando que la mayor parte de los restos corresponden a dientes aislados.

Simpson (1948) creó *Didolodus latigonus* como una nueva combinación de *Nephacodus latigonus*. En su análisis aclara: “*It seems entirely impractical this as a separate genus, and even as a species it rests on no very secure basis, but may be retain tentatively*” (Simpson, 1948, p.:103). Lamentablemente de los dos materiales originalmente referidos por Ameghino (1902a) a esta especie un m1-2 solo se ha encontrado un segundo molar. Un tercer material, un p4-m1 (MACN 10739), no encontrado durante la presente revisión, referido por Ameghino a *Didolodus multicuspis*, fue interpretado por Simpson (1948) como posiblemente perteneciente a *D. latigonus*. La única diferencia considerada oportunamente entre *D. latigonus* y *D. multicuspis* corresponde al talónido algo más alargado mesiodistalmente, y el hipoconúlido ubicado algo más distalmente. Además, podría agregarse, respecto a MACN 10689, la presencia de una cúspula accesoria adosada sobre la cara anterior del entocónido y que prácticamente oblitera la cuenca del talónido. Sin embargo, esta cúspide resulta bastante frecuente en *Didolodus cf. multicuspis*, por ejemplo AMNH 109618 (Cifelli, 1983a, incluso reproduce la misma en su esquema de *Didolodus multicuspis* como un rasgo propio de esta especie, *sic*). Debido a los amplios márgenes de variabilidad, *D. latigonus* presenta diferencias que son aquí consideradas menores en relación al ancho del trigónido y el talónido, las cuales no justifican, de por sí, el reconocimiento de una especie distinta de *D. multicuspis*.

Simpson (1967a) refirió MHN TC. N° 4 a *Didolodus cf. multicuspis* una rama mandibular con p2-4 pero con un p2 de menor tamaño y más molariforme. Esto podría compararse con el mayor grado de molarización observado en los P2 de *Didolodus minor*. Otro material asociado, aunque no necesariamente del mismo individuo corresponde a un

m3 algo más largo en sentido mesiodistal, por lo que especuló que pudiera tratarse de *Paulogervaisia*. Pero este último taxón se encuentra muy pobremente conocido como para corroborar estas observaciones, y en cualquier caso parece más comparable por su tamaño a *Didolodus* sp. nov.

Didolodus* cf. *multicuspis

Lámina 4 y tabla de medidas (Anexo)

Materiales referidos: MLP 61-VIII-3-454: p2 izquierdo; MLP 59-II-24-594: p2 derecho; MACN 16375: m3 derecho; MACN 16394: fragmento mandibular derecho con p4 y m1; MACN 16387: fragmento mandibular izquierdo con p4-m2 y la porción anterior del m3; MLP 59-II-28-13: fragmento mandibular izquierdo con m2-3; MLP 61-VIII-3-68: m3.

Procedencia estratigráfica y Edad: Los materiales provienen del miembro Gran Barranca de la Formación Sarmiento. Todos los restos corresponden a la SALMA Casamayorensis, subedad Barranquense (Eoceno Medio).

Procedencia geográfica: Los materiales con repositorio MACN provienen de la Provincia de Mendoza, 30 km al SW de San Rafael (ver comentarios sobre el Casamayorensis de Mendoza en “3.a. Procedencia del material estudiado”). El resto de los materiales fueron colectados en la provincia de Chubut. Los materiales con repositorio MLP tienen distintas procedencias. Los números que comienzan con “61” provienen de la localidad denominada “Mina de Yeso” correspondiente a la Gran Barranca, mientras que aquellos que comienzan con “59” provienen del Cerro Guacho.

Comentarios de los materiales referidos como *Didolodus* cf. *multicuspis*

La mayor parte de los materiales aquí incluidos responden, en general, a las características de *Didolodus multicuspis*, aunque con diferencias menores. Los dos p2 aquí incluidos (MLP 61-VIII-3-454 y MLP 59-II-24-594) corresponden a restos aislados y son de difícil comparación debido al escaso número de premolares con certeza referidos a

Didolodus. Considerando el mayor tamaño de *Didolodus* sp. nov., y la mayor molarización de los primeros premolares de *Didolodus minor*, es muy probable que correspondan a *Didolodus multicuspis*.

De los materiales supuestamente procedentes de Mendoza, MACN 16394 presenta un m1 con demasiado desgaste como para interpretar correctamente las relaciones cuspidales. En el trigónido no es posible reconocer ninguna cúspide; su cara distal presenta la misma altura que la base del talónido. En el p4, sin embargo, se observa una importante molarización correspondiéndose, en líneas generales, con los asignados a *D. multicuspis*. Otro de los restos, MACN 16387, presenta un p4 izquierdo molarizado; al igual que en *D. multicuspis*, el protocónido se encuentra partido labialmente pero corresponde a la cúspide más voluminosa. El metacónido es la segunda cúspide del trigónido y se encuentra apretada contra la cara lingual del protocónido. El paracónido es muy pequeño, de menor altura y adosado mesialmente al metacónido. El talónido parece ser más corto mesiodistalmente que los p4 de *D. multicuspis*, y el hipocónido se ubica algo más labial y no en el centro del diente. Los m1 y m2 se encuentran algo desgastados, presentan un talónido más ancho que el trigónido, el paracónido es voluminoso y visible, y se ubica mesiolabial al metacónido. El “postvallid” es vertical, en particular en la cara distal al protocónido. El desgaste sobre la crístida obliucua dificulta el reconocimiento del mesocónido. La cara labial del hipocónido del m2, así como la mayor parte del m3, se encuentran rotos. El último de estos materiales, a diferencia de los anteriores, presenta un buen estado de conservación. Corresponde a un m3 derecho (MACN 16375) con escaso desgaste. Se diferencia del m3 de *D. multicuspis* (MACN 10689) por no presentar las cúspides tan robustas sobre la paracrístida, el hipoconúlido parece ser proporcionalmente más pequeño, y el mesocónido no se encuentra tan desarrollado. El resto es con seguridad cogenérico con *Didolodus*, y parece poco probable que corresponda a otra especie.

Didolodus minor Simpson, 1948

Láminas 5 y tabla de medidas (Anexo)

Cifelli 1985, p. 18 tabla 5. Pascual, 1965, p. 60, 64. Paula Couto, 1979, p. 358. Pascual y Odreman Rivas, 1971, p. 378. Simpson, 1948, p. 103, 104 figura 29, 102 tabla 16.

Holotipo: AMNH 28473: M1 izquierdo

Hipodigma: AMNH 28471: P3 derecho, AMNH 28471: m2 derecho, AMNH 28470: m3 derecho, AMNH 28739: fragmento interno de un molar superior. MMP 696: P2-4 derecho, MMP 138: bajo este número figuran cuatro dientes aislados que aparentemente no pertenecen al mismo individuo, y corresponden a un p3, p4, dos m1 izquierdos. El material proveniente de Cañadón Vaca MPEF 22 (número de campo) corresponde a un M1 izquierdo. MLP 52-IX-27-43: M1 izquierdo. CNP.PV - CB 93-212: m3 izquierdo, CNP.PV - CB 93-211 fragmento de m2? con la cara del trigónido partida.

Procedencia estratigráfica y Edad: Casamayorenses de Patagonia (*sensu* Simpson, 1948). La unidad portadora es el miembro Gran Barranca de la Formación Sarmiento. SALMA Casamayorenses, subedades Vaquense y Barranquense (Eoceno Medio).

Procedencia geográfica: El material tipo y todos los pertenecientes al repositorio AMNH, así como el espécimen MPEF 22 (número de campo) provienen de Cañadón Vaca. Los especímenes MMP 138 proviene de la Barranca sur del Lago Colhué Huapí. MLP 52-IX-27-43 procede de la Pampa de María Santísima, Chubut. Los restos CNP.PV - CB provienen del Cerro Solo, en las proximidades de la localidad de Cabeza Blanca.

Diagnosis: I?/? C?/? P4?/4? M3/3. Didolodóntido más pequeño que *Didolodus multicuspis*, con los molares levemente más angostos. Molarización de los premolares más acentuada que en *D. multicuspis*, con precingulo en P2; metacono grande y bien desarrollado, comparable en tamaño al paracono en P3-4.

Descripción: Esta especie de menor tamaño (Figura 6.I. y 6.III) solo se conoce por dientes aislados y un fragmento de maxilar con P2-4. El P2 es de contorno circular, carente de protocono, y con dos únicas cúspides labiales bien conformadas. De éstas, el paracono es la de mayor tamaño y más alargado mesiodistalmente. El metacono es más bajo, de posición más labial, y con el ápice marcadamente bunoide. Un débil surco, más evidente en la cara labial, separa ambas cúspides, pero se mantienen estrechamente fusionadas en sus bases. Una muy débil preparacrista desciende desde el ápice del paracono que parece interrumpir brevemente la continuidad labial del precíngulo. La única porción del diente desprovista de cíngulo basal corresponde al sector labial, a la altura del surco que separa al paracono y al metacono, conformando un no muy marcado ectoflexo. Lingualmente, el cíngulo es algo más ancho, y en vista lateral se eleva distalmente hasta la intersección con la postmetacrista, para descender desde allí en su trayecto labial hasta desaparecer en el límite entre paracono y metacono. La porción que correspondería al postcíngulo se encuentra marcadamente crenulada.

El contorno del P3 es más rectangular, debido al mayor desarrollo del sector lingual. Presenta tres cúspides bien conformadas y evidentes. De éstas, el paracono es la de mayor tamaño, presenta una débil preparacrista que desciende mesialmente hacia un incipiente parastilo; el metacono es algo menor y parece más íntimamente asociado al paracono en su base que en el caso del P2, pero al igual que en este último también tiene una posición algo más labial. El protocono, que es la más baja y roma de las tres cúspides mencionadas, se encuentra ubicado en el mismo eje transversal que el paracono. Las bases del paracono y protocono se encuentran en contacto. No existe cíngulo lingual; el precíngulo se proyecta desde la porción más mesial del protocono, labialmente hasta el extremo distolabial donde se contacta una débil preparacrista. El cíngulo labial se sucede en relación de continuidad con los cíngulos anterior y posterior, adelgazándose al igual que en el P2 entre las bases del paracono y metacono, donde se insinúa un modesto ectoflexo. El postcíngulo es algo más grueso que los restantes y termina mesiolingual a una gruesa postprotocrista que desciende del protocono, pero que no lo contacta.

El P4 es el más rectangular de los premolares descritos, con su eje mayor orientado labiolingualmente. El paracono es la cúspide principal, se encuentra alargada mesiodistalmente otorgándole a dicha cúspide un aspecto de cresta cortante. El metacono

constituye una cúspide muy pequeña y baja en relación al P2 y P3, adosada sobre la cara distal del paracono. La preparacrista se proyecta hacia un conspicuo parastilo, algo mayor incluso que el metacono. El protocono es grande y voluminoso, pero no tan alto como el paracono. La postprotocrista y la preprotocrista se encuentran bien marcadas. Esta última se contacta con un paracónulo ubicado algo más próximo a la base del paracono que a la del protocono. No se observan cristas conulares asociadas, ni tampoco metacónulo. El cóngulo es continuo excepto lingualmente donde no se encuentra desarrollado. La porción anterior es muy delgada en relación al grueso postcóngulo. Labialmente, a diferencia de los premolares precedentes, no existe un marcado ectoflexo.

El M1 presenta paracono y metacono ubicados prácticamente en el mismo eje mesiodistal, siendo el primero algo mayor y más labial. Un fuerte mesostilo de contorno circular se ubica mesiolabial al metacono y no interrumpe la continuidad del cóngulo labial, como se observa en *Didolodus multicuspis*. La postparacrista se proyecta al mesostilo y se encuentra mejor definida que la premetacrista. No se observan preparacrista, postmetacrista ni metastilo. Si bien no existe un parastilo conformado por una cúspide claramente definida, el cóngulo se encuentra muy engrosado mesiolabial al paracono. El paracónulo es algo mayor que el metacónulo, ambos se encuentran en el mismo eje mesiodistal y levemente mesiales respecto del paracono y metacono, respectivamente. El protocono es grande y proyecta una preprotocrista hacia el paracónulo, ubicado más próximo a la primera de éstas cúspides que el metacónulo. El hipocono está muy próximo al protocono pero separados por un amplio surco en vista lingual, no existiendo entocrista ni cóngulo lingual como se describió para los premolares. El precóngulo nace de la base del protocono y se proyecta lingualmente más o menos recto. El protostilo, ubicado mesiolingual al paracónulo interrumpe brevemente la continuidad del precóngulo. Este último se engrosa marcadamente alrededor del paracono. Labialmente se observa un breve ectoflexo y un adelgazamiento del cóngulo labialmente al metacono y al mesostilo. El postcóngulo es débil pero evidente, y se eleva lingualmente hacia el ápice del hipocono. La cuenca del trígono es amplia. El M1 del espécimen de Cañadón Vaca, MPEF 22, presenta algunas diferencias tales como una corta pero conspicua crista postmetaconular que no llega a contactar el postcóngulo ni la región distal del metacono. Además, existe una cúspide accesoria sobre el postcóngulo labial al hipocono, y una muy pequeña

protuberancia entre esta última cúspide y el protocono, que contacta las bases de las mismas.

El p3 presenta un protocónido voluminoso y alargado mesiodistal, donde fundamentalmente el trayecto de la paracrístida colabora en el aspecto cortante de la cúspide. El metacónido es la segunda cúspide en cuanto a tamaño, y se encuentra adosado distolingualmente al protocónido, y unido a este por una protocrístida marcadamente en “V” hacia la base del diente. El paracónido es una cúspide muy pequeña, ubicada mesiolingualmente al protocónido. Se encuentra unida a esta última a través de una fuerte paracrístida que desciende desde el ápice del protocónido, curvándose suavemente en sentido mesiolingual hasta un punto anterior del diente, desde donde se proyecta en un tramo corto distolingual hasta el paracónido. El trigónido queda entonces abierto lingualmente entre el paracónido y el metacónido. Un muy corto precingúlido se extiende mesiolingualmente. Distalmente el diente presenta un incipiente talónido con una única cúspide central, probablemente homóloga al hipocónido, de la cual se proyecta una muy corta crístida hacia el vértice de la mencionada protocrístida.

El p4 es más corto mesiodistalmente que el p3. Las tres cúspides del trigónido se encuentran bien desarrolladas, siendo el protocónido la más voluminosa y ocupando su base toda la mitad labial del diente. La cara distal del protocónido tiene un borde a modo de cresta que desciende hacia el talónido. El metacónido le sigue en tamaño y, en comparación con el metacónido del p3 no se ubica tan desplazada distalmente y proyecta una espesa y roma metacrístida hacia el paracónido. Esta última es de menor tamaño y se ubica anterior al contacto entre la base del metacónido y del protocónido. Una paracrístida no tan filosa como en el p3, contacta describiendo un arco cóncavo posteriormente al ápice del protocónido con el paracónido. En el único p4 conocido (MMP 138M), una pequeña cúspide menor incluso que el paracónido se encuentra posicionada sobre la paracrístida a un nivel más anterior que el propio paracónido. El precingúlido se encuentra más desarrollado que en el p3. Posteriormente, el trigónido se encuentra limitado por una protocrístida en “V” como se observa tanto en el p2 como en numerosos premolares y molares de los didolodóntidos aquí estudiados. El talónido es amplio, pero no presenta un importante grado de molarización (por ejemplo, con desarrollo de una verdadera cuenca del talónido). La mayor parte de éste se encuentra conformado por un hipocónido ubicado

mesialmente y del cual una corta pero evidente crístida oblicua se proyecta hacia el vértice de la protocrístida. Labial y lingualmente, la superficie libre del talónido es escasa. Desde el ápice del hipocónido se extiende una pequeña crístida distal que remata en una pequeña cúspide. El postcingúlido se proyecta desde el extremo labial del diente hasta la parte distal del hipocónido apenas superándolo lingualmente.

Los dos primeros molares inferiores muestran características similares. Labialmente existe un importante hipofléxido que separa el trigónido del talónido. El protocónido es la cúspide más voluminosa, mientras que el metacónido y el paracónido son prácticamente subiguales. La protocrístida y la metacrístida son muy bajas y no muy marcadas. El paracónido se encuentra algo más anterior que el protocónido y estrechamente vinculado a la cara mesial del metacónido, que se ubica desplazado distalmente y algo más lingual. La paracrístida es arqueada distalmente y presenta una cúspide accesoria mesiolingual al protocónido. El precingúlido se encuentra bien desarrollado pero no se continúa con cingúlidos laterales. La cúspide más importante del talónido corresponde al hipocónido, que es también la más mesial. Desde su ápice descende una crístida oblicua, primero recta mesialmente y luego formando un ángulo obtuso se proyecta hacia la cara labial del metacónido. El hipoconúlido tiene una posición central y distal respecto del resto de las cúspides, encontrándose el entocónido, prácticamente igual en tamaño, algo más mesial. No se observa desarrollo de postcrístida ni de hipocrístida que vincule el hipoconúlido con las restantes cúspides del talónido, de las cuales se encuentra separado por un profundo surco. Tampoco se observa entocrístida, por lo que la poca voluminosa cuenca del talónido queda abierta lingualmente. El postcingúlido no se encuentra muy marcado.

El m3, en particular en CNP.PV-CB 93-212, presenta un trigónido marcadamente más ancho que el talónido. El trigónido presenta un paracónido claramente diferenciado del metacónido pero con su base íntimamente fusionada a esta última. El protocónido es la cúspide más voluminosa y se encuentra tan mesial como el paracónido, al cual se vincula por una paracrístida no excesivamente arqueada distalmente como usualmente se observa en los didolodóntidos. El metacónido es subigual en tamaño al paracónido, y se ubica solo levemente más distal que el protocónido. La protocrístida es abrupta y no se encuentra bien diferenciada como en los molares precedentes. El precingúlido se encuentra más desarrollado labialmente y se continúa sobre el margen labial del m3, bordeando la base

del trigónido y del talónido hasta la porción distolabial del hipocónido, donde se une con la hipocrístida. Esta última, en vez de unir al hipoconúlido con el hipocónido, desciende desde la primera de las cúspides y se une al cingúlido labial. Este cingúlido labial presenta leves crenulaciones a lo largo de su trayecto. El hipocónido es la cúspide más voluminosa del talónido, proyecta una corta pero conspicua crístida oblicua que contacta la cara labial del metacónido. El mesocónido es voluminoso y prácticamente oblitera el desarrollo de la crístida oblicua. La cuenca del talónido se abre lingualmente y es amplia. El entocónido no se encuentra en contacto directo con ninguna otra cúspide. El hipoconúlido ubicado más posteriormente como se observa usualmente en los m3s, parece presentar una cúspide accesoria fuertemente adosada a su base en posición lingual, y que se ubicaría distal al entocónido. Esta estructura podría también ser interpretada como consecuencia del desgaste sobre una robusta postcrístida que no se encuentre vinculada al entocónido, tal como ocurre en *Ernestokokenia nitida*. Sin embargo, se observan un surco anterior y otro distal entre hipoconúlido y esta estructura que avalarían la primer interpretación.

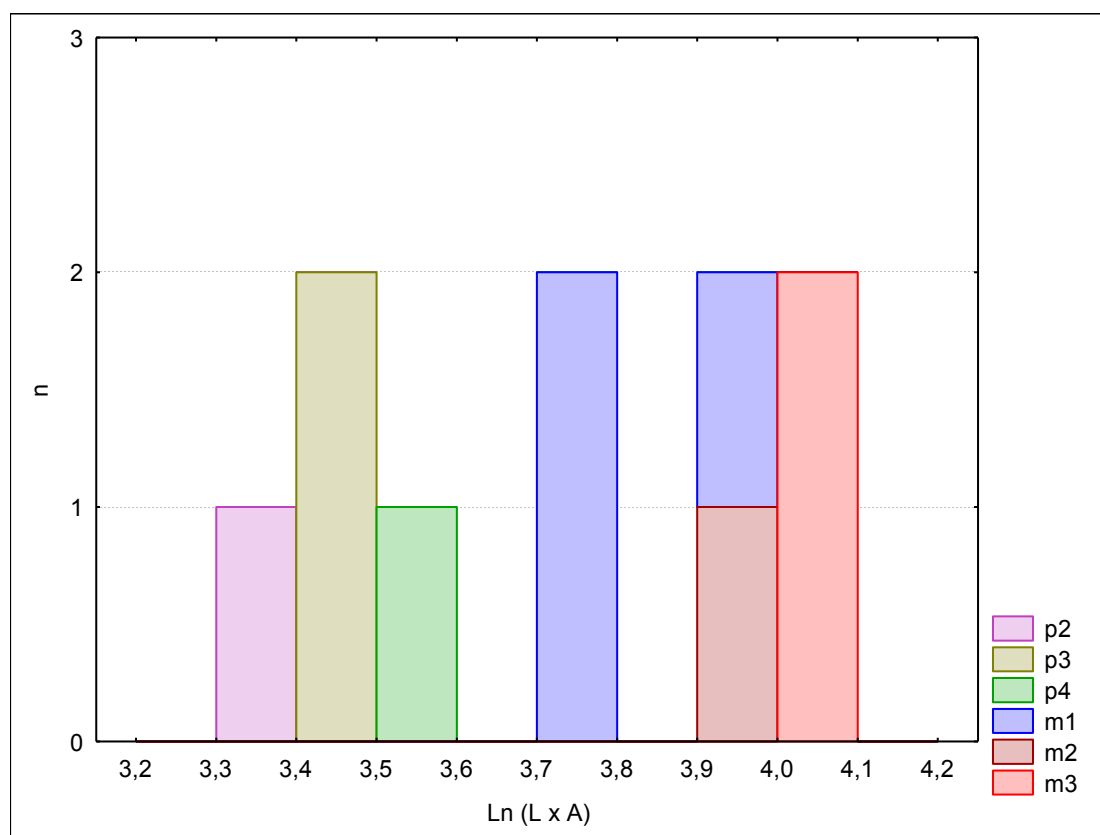


Figura 6.III. Tamaño de la dentición inferior de *Didolodus minor* expresada en mm². En el eje X el Ln del área oclusal, y en el eje Y el número de materiales medidos.

Observaciones y comentarios sobre *Didolodus minor*

Simpson (1948) crea esta especie considerando que los cinco especímenes descubiertos únicamente en la localidad de Cañadón Vaca, eran lo suficientemente distintos en tamaño y proporciones respecto a otros especímenes referidos a *Didolodus multicuspis* provenientes de la Barranca Sur del Lago Colhué Huapí, pero considerando “...it seems hardly open to question that they represent a distinct form, perhaps a geographic race or atemporal mutation but most conveniently described in the guise of a species.” (Simpson, 1948 p.: 104). Posteriormente, Simpson (1964; 1967a) incorpora con dudas algunos materiales con repositorio MMP de la colección realizada por Scaglia a esta especie, concluyendo que, de confirmarse la asignación, la presunción que ambas especies pudieran ser geográficamente segregables no sería correcta, ya que los nuevos materiales proceden de la considerada como localidad tipo de *Didolodus multicuspis* (Barranca Sur del Lago Colhué Huapí o Gran Barranca). Si bien para el Vaquense de momento solo se ha registrado *Didolodus minor*, en efecto ambas especies se encuentran coexistiendo durante el Barranquense en localidades ubicadas al centro-oeste de la Provincia de Chubut.

***Didolodus* sp. nov.**

Láminas 5 y tabla de medidas (Anexo)

Holotipo: MPEF 7856: M2? derecho con la raíz lingual

Hipodigma: holotipo, MPEF 7857: fragmento de M2? derecho sin raíces; MPEF 7858: M3? derecho con la raíz lingual; MPEF 7859: m2? izquierdo.

Procedencia estratigráfica y Edad: La unidad portadora es el miembro Gran Barranca de la Formación Sarmiento. Todos los materiales provienen de los niveles superiores de la fauna local “El Nuevo” (GBV-60) que representaría una SALMA post Barranquense – pre Mustersense (Eoceno Medio).

Procedencia geográfica: Perfil M de la localidad Gran Barranca, provincia de Chubut, Argentina.

Diagnosis: I?/? C?/? P?/? M3/3. Didolodóntido de gran tamaño, más del doble que *Didolodus multicuspis* y algo menor que *Paulogervaisia inusta*. Se diferencia del resto de las especies del género por la reducción extrema del cíngulo labial, y la ausencia de paracónido en los molares inferiores.

Descripción: El M2? presenta un contorno claramente rectangular con el eje mayor en sentido labiolingual. Es un diente de gran tamaño en comparación con los M2 de otras especies de *Didolodus* (figura 6.1.). El precíngulo es fino y se extiende desde el sector más labial del diente, mesiolabial al paracono, hasta la base del protocono. La cúspide sobre el precíngulo es casi tan grande como el paracónulo, y se ubica más próximo a esta última que al protocono. El parastilo está sumamente reducido e insinuado por una protuberancia en la intersección de la preparacrista algo proyectada labialmente, y el precíngulo. A diferencia de las otras especies de *Didolodus* donde el cíngulo labial se interrumpe a nivel del mesostilo, aquí toda la estructura se encuentra reducida, interrumpiéndose la continuidad labial del precíngulo. El paracono y el metacono son del mismo tamaño, encontrándose la primera algo más labial. La centrocrista está claramente proyectada hacia el mesostilo como en otros géneros de la misma especie, pero la premetacrista es más gruesa que la postparacrista. Paracónulo y metacónulo, de menor tamaño que las cúspides principales, se encuentran en contacto con el protocono a través de una robusta y corta preprotocrista y postprotocrista respectivamente. La crista preparaconular se proyecta labialmente pero no interrumpe la continuidad del precíngulo. La crista postparaconular y la premetaconular son cortas y escasamente diferenciadas de los cónulos. La crista postmetaconular es más larga que la premetaconular y se proyecta labialmente. El contorno del paracónulo se encuentra mejor diferenciado de las cristas que el del metacónulo. El hipocono es grande, subigual al protocono, y unido a éste por una espesa, corta y baja entocrista. El protocono y el hipocono no se encuentran próximos en vista lingual como se observa en *Raulvaccia* o *Escribania*, pero al igual, que en *Didolodus minor* existe una pequeña protuberancia que contacta las bases de estas cúspides.

El único resto referible a un M3? se encuentra mal conservado, y tiene partido el margen labial. Es un diente mucho más grande que el M2? y más del doble del tamaño del M3 de *Didolodus multicuspis*. Su raíz lingual es más robusta, pero al igual que en esta última, presenta un suave surco que divide la raíz en dos sectores, uno por debajo del protocono y otro menor debajo del hipocono. El metacónulo se diferencia del M2? por su contorno más circular y el menor desarrollo de sus cristas.

El único molar inferior asignado a esta especie corresponde a un m2 con sus cúspides altamente desgastadas. El trigónido presenta un metacónido algo desplazado distalmente. No existe paracónido y, a diferencia de la pérdida de esta cúspide en *Didolodus multicuspis* debida al desgaste, en este taxón el trigónido parece ser muy corto mesiodistalmente como para inferir la presencia de dicha cúspide, tal como ocurre en *Paulogervaisia inusta*. El talónido es algo más ancho labio-lingualmente que el trigónido. El protocónido es de contorno circular y se conecta a la cara anterior del metacónido a través de una paracrístida arqueada posteriormente, pero sumamente baja, corta y desdibujada a causa del pronunciado desgaste. El hipocónido es la cúspide del talónido de mayor tamaño. Se encuentra conectado con la cara más labial del metacónido a través de una robusta crístida oblicua. El importante desgaste no permite observar la presencia del característico mesocónido de las otras especies de *Didolodus*. El hipoconúlido, central y desplazado posteriormente, es levemente menor al entocónido. El postcingúlido es robusto, sobre todo en el sector labial del diente.

Un fragmento de talónido de un m3 derecho (MPEF 7859b) no fue referido a esta nueva especie pero merece un pequeño comentario en este apartado, ya que por las características que se comentan a continuación podría referirse a esta última. Su tamaño es más del doble el observado para los m3 de *Didolodus multicuspis*. El hipocónido es la mayor de las cúspides, proyecta una crístida oblicua hacia la cara labial del metacónido, la cual posee una pequeña cúspide sobre ella. El contacto entre el hipoconúlido y el hipocónido se produce a través de una hipocrístida corta, y una pequeña crístida que desciende por el margen labial del hipoconúlido y forma un leve cingúlido labial por detrás del hipocónido. El contacto entre el hipoconúlido y el entocónido es peculiar, ya que no existe un surco que divida a estas cúspides o una postcrístida que las una. Una crístida muy corta desciende lingualmente del hipoconúlido, pero no llega a contactar al entocónido.

De igual modo, una crístida se proyecta distolabialmente desde el entocónido, pero sin contactar al hipoconúlido. Ambas crístidas quedan paralelas y delimitan una cuenca profunda entre las mencionadas cúspides. Otra importante diferencia con otros restos referidos a *Didolodus* corresponde a la presencia de una pequeña cúspide, sin desgaste, ubicada en la cara mesiolabial del entocónido y que contacta la cara lingual de la crístida oblicua. En cierto modo comparable con la cúspide observada en *Escribania sp. nov.* descripta más adelante.

Observaciones y comentarios sobre *Didolodus sp. nov.*

Los restos comparables con *Didolodus* recolectados en la localidad tipo “El Nuevo” (GBV-60) presentan ciertas variaciones en tamaño, disposición y desarrollo de los caracteres dentarios que no parecen corresponderse con aquéllos de las especies conocidas. Debido a lo fragmentario y escaso de los restos, y al alto grado de variabilidad por ejemplo en *Didolodus multicuspis* resulta difícil ponderar hasta que punto ésta corresponde a un taxón válido. Sin embargo, los restos aquí reunidos se encuentran aparentemente segregados temporalmente de las otras especies de *Didolodus* y la diferencia de tamaño es sustancial como para justificar la creación de una nueva especie.

***Paulogervaisia* Ameghino, 1901**

Paulogervaisia Ameghino, 1901, p. 389; 1902b, p.25; 1906, pp. 467, 470. Carroll 1988, p. 639. Cifelli 1983a, p. 3, 8, 9, 9 tabal 2, 28; 1985, p. 24 tabla 9. Gelfo 2004b, p. 12R, 13R. Gelfo *et al.* 2004, p. 13R. Lavocat, 1958, p. 23. McKenna, 1956, p. 739, 741. Muizon y Cifelli 2000, p. 70, 74, 117. Paula Couto, 1952a, p. 366; 1979, p. 355, 359, 360, 361. Romer, 1967, p. 385. Schlosser, 1923, p. 601. Scott, 1913, pp. 462, 488; 1937, p. 544. Simpson 1945, p. 124, 243; 1948, (en parte sin incluir a *Paulogervaisia porca*), p. 97-99, 104-107, 113, 133, 138; 1967, p. 149. Soria, 2001, p. 22, 135. Van Valen 1978, p. 58
Lambdaconus, (parcialmente, solo incluyendo a *Lambdaconus mamma*, no en el sentido de Simpson, 1948) Ameghino, 1901, p. 376; 1906, pp. 467, 470, 471.

holotipo: *Paulogervaisia inusta*, Ameghino, 1901

Diagnosis: I?/? C?/? P4?/4? M3/3 Didolodóntidos de gran tamaño. M3 tan ancho como el M2 y con metacono de posición más lingual que el paracono. La crista postmetaconular se extiende posteriormente contactando al postcángulo. Centrocrista levemente curvada hacia el sector labial. Mesostilo presente de menor tamaño que en *Didolodus*. Entocónido en el m3 de tamaño similar al hipoconúlido.

Procedencia estratigráfica y Edad: La unidad portadora es el miembro Gran Barranca de la Formación Sarmiento, SALMA Casamayorensis subedad Barranquense (Eoceno Medio). Ameghino (1906) menciona a *Lambdaconus alius* también en el “Astraponotense” (= Mustersense) y a *Lambdaconus suinus* en el “Pyrotheriense” (= Deseadense). Sin embargo, estas dos especies no son cogenéricas de *Paulogervaisia* (figura 6.IV.). Ameghino (1901) menciona además a *Paulogervaisia celata* para las capas con *Astraponotus*, pero este taxón no es válido por lo cual la presencia de *Paulogervaisia* en el Mustersense no puede confirmarse.

Procedencia geográfica: ver en procedencia *Paulogervaisia inusta*.

Observaciones y comentarios sobre el género *Paulogervaisia*

Paulogervaisia se encuentra basado en los materiales tipo de *P. inusta*, de los cuales Ameghino (1901) describe un m1 y un m3. Con posterioridad sólo hace referencia al m3 (Ameghino, 1902b, 1906) y Simpson (1948), quién no encontró el m1 durante sus revisiones, especuló que el m1 pudiera haber sido referido por Ameghino a otro taxón que se habría perdido, lo cual parece ser, hasta la fecha del presente trabajo, lo más probable.

Paulogervaisia celata (Ameghino, 1901), mencionado posteriormente por error tipográfico como *P. coelata* (Ameghino, 1902), corresponde a un único m3 aislado (MACN 10947) sin mayores datos de procedencia que provenir de la Formación Musters de Patagonia. El contorno del diente es triangular, pero el profundo grado de desgaste que ha nivelado el trigónido y el talónido enmascara cualquier posible interpretación de las relaciones entre las cúspides. Este taxón fue considerado como *nomen vanum* por

Simpson (1948), ya que no existe ningún carácter cuspidal que permita realizar una comparación o justificar cualquier asignación planteada.

Originalmente, *Paulogervaisia* fue creado por Ameghino (1901) como el contacto entre los Condylarthra y los Proboscidea. Éste argumentó que la línea de origen de los Proboscidea comenzó en el Cretácico Inferior con el Microbiotheridae *Proteodidelphys*, del cual se habría originado una forma intermedia con los verdaderos “ungulados”, *Caroloameghinia*, al cual consideró “...un perfecto tipo intermedio entre los Pedimanos primitivos (*Proteodidelphys*) y los Ungulados típicos, siendo el tronco de donde se diversifican estos últimos.” Esta línea habría continuado con los ungulados más bunodontes correspondiente a los “Condylarthra” sudamericanos. En este sentido, Ameghino (1901) desarrolla una interesante explicación basada en los molariformes inferiores, donde enfatiza en el aumento de tamaño general y las modificaciones del hipoconúlido, el hipocónido y la crístida oblicua (*sensu* Ameghino: tubérculo medio posterior, tubérculo postero externo, y cresta que une el tubérculo postero externo y antero interno, respectivamente). Su hipótesis de descendencia se inicia con una sucesión anagenética que comprendía *Asmithwoodwardia subtrigona*, *Nephacodus latigonus*¹, *Didolodus multicuspis*, *Didolodus crassicuspis*¹, y *Cephanodus colligatus*¹. A partir de este último género existiría un evento cladogenético que involucra a dos especies de *Paulogervaisia*, al cual clasifica como un Proboscidea, en la familia Carolozitteliidae, *sensu* Ameghino: “La línea que conduce a los Proboscídeos se separa por completo de los Condylarthra con este género.” En este sentido reconoce a *Paulogervaisia celata* como ancestro directo de *Moeritherium*, y a *Paulogervaisia inusta* en la línea de descendencia del género *Elephas*, a través de los Pyrotheria, los cuales constituirían, según sus interpretaciones, el tronco de origen de los Proboscidea.

Si bien Ameghino destacó las relaciones morfológicas de *Paulogervaisia* con *Didolodus*, no clasifica juntas a estas formas, y curiosamente esto se debe a los caracteres más derivados que reconoce en la primera respecto del resto de los “Condylarthra”. Salvando las distancias conceptuales y haciendo un paralelo con los análisis cladistas, Ameghino clasificó en este caso utilizando los caracteres derivados, y por ello ubicó *Paulogervaisia* en los proboscídeos, y fuera de los “Condylarthra”. Es Simpson (1948) quien

¹ *sensu* Simpson, (1948), y en el presente trabajo sinónimos de *D. multicuspis*

considera sobre la base de las similitudes con *Didolodus*, a *Paulogervaisia* como un Didolodontidae. Lo distinguió además de *Didolodus* por la presencia de un mesostilo de menor tamaño, un débil cíngulo externo o labial, la ausencia de una pequeña cúspide entre el protocono y el hipocono, característica que no es en absoluto constante en *Didolodus*, la posición del metacónulo alineado con el protocono y el metacono, la presencia de una cúspide accesoria sobre el postcíngulo, y los trigónidos más anchos que los talónidos en los m1-2 (Simpson, 1948). Van Valen (1978) lo consideró como sinónimo junior de *Didolodus*, pero sin brindar justificación alguna de su criterio, el cual fue seguido por McKenna y Bell (1997), aunque no por Cifelli (1983a) quien en su análisis incluye a *Paulogervaisia mamma*.

Lambdaconus fue creado por Ameghino (1897) a partir de *L. suinus* sobre la base de un fragmento mandibular con un m1 (MACN 10718), tal como se describe en el texto, si bien se lo figura como un p4. Este género, como todas las especies referidas por Ameghino fue ubicado como “Condylarthra” Phenacodontidae. *Lambdaconus suinus*, especie tipo del género, fue considerada por Simpson (1967a) como inválida, pero revalidada por Soria (2001), quien la consideró sinónimo senior de *Deuterotherium distichum* Ameghino, 1897, ubicándola entre los Proterotheriidae. Posteriormente se reconocieron cuatro nuevas especies: *L. mamma*, *L. porcus*, *L. alius* (Ameghino, 1901) y *L. elegans* (Roth, 1903) (ver figura 6.IV). Osborn (1910) consideró al género *Lambdaconus* como un “Condylarthra” de familia incierta, mientras que Scott (1913) lo consideró como un *Didolodidae* (*sic*). La principal revisión de las especies incluidas en *Lambdaconus* corresponde a Simpson (1948), quien consideró como *nomen vanum* a *Lambdaconus elegans* y a *L. alius* como cogenérica de un Proterotheriidae, *Polymorphis*. Por otra parte *L. mamma* y *L. porcus* fueron interpretados como cogenéricos de *Paulogervaisia* creando nuevas combinaciones. En el criterio de Simpson (1948) *Paulogervaisia* fue ubicado dentro de los “Condylarthra” Didolodontidae. Odreman Rivas (1969), sin embargo, consideró que *Polymorphis alius* presentaba diferencias sustanciales con *Polymorphis lechei*, sugiriendo implícitamente que *Lambdaconus alius* era un taxón válido y que podría corresponder a la dentición inferior de *Xesmodon*. Cifelli (1983a) parece seguir un criterio similar al de Simpson (1948, 1967), pero solo menciona en sus comparaciones a *Paulogervaisia mamma* probablemente por ser más completo que *Paulogervaisia inusta*. McKenna y Bell (1997) consideraron sin mayores argumentaciones a *Lambdaconus* como un *nomen*

dubium y que de ser válido correspondería a un didolodóntido o a un primitivo Notoungulata. También consideraron a *Paulogervaisia* como un sinónimo junior de *Didolodus*, criterio seguido por Van Valen (1978) quien, sin embargo, no justificó su decisión taxonómica.

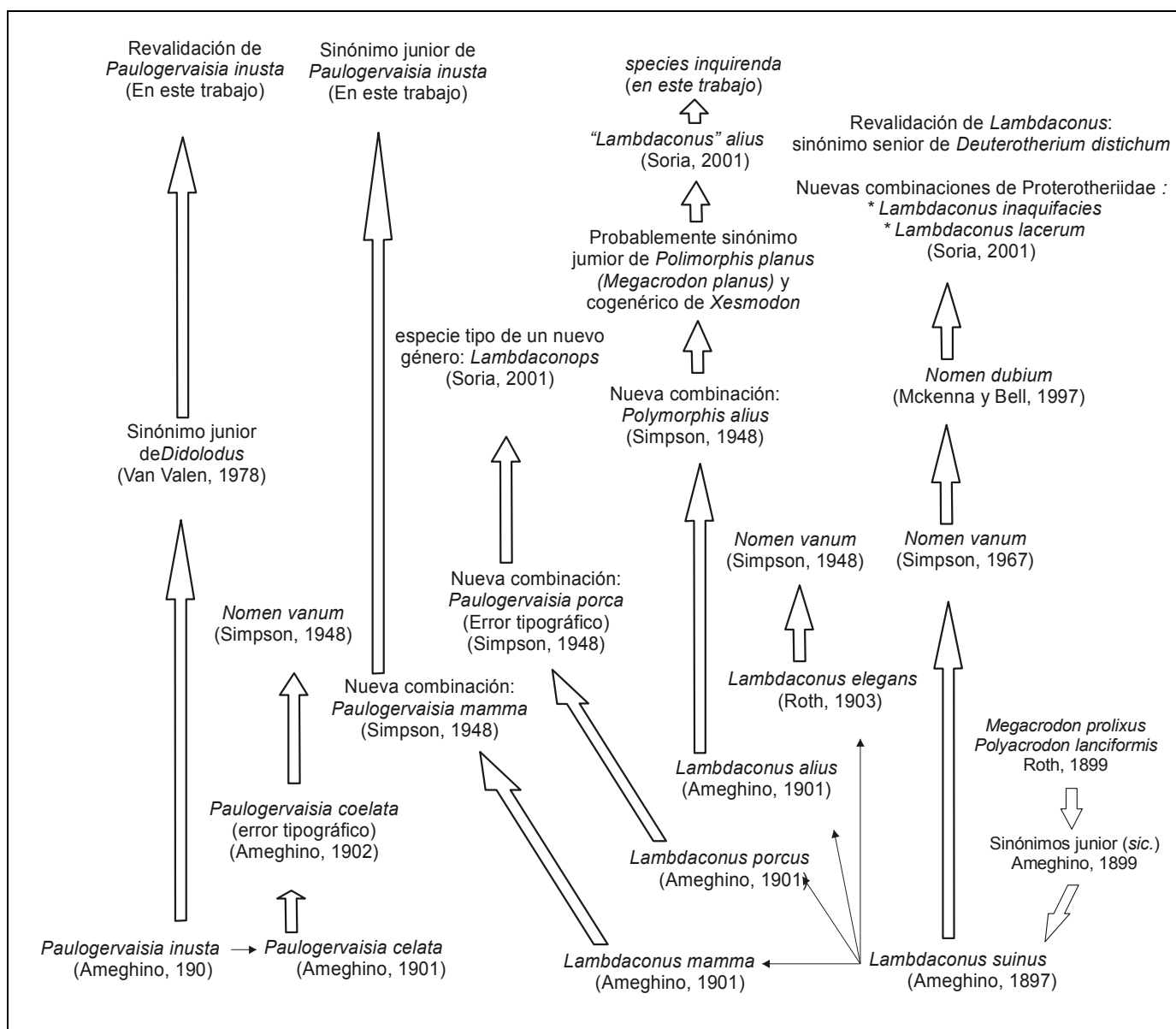


Figura 6.IV.: Sinopsis de los cambios sistemáticos de las especies

Paulogervaisia y *Lambdaconus* (especies tipo *Paulogervaisia inusta* y *Lambdaconus suinus*).

A pesar de las consideraciones de sinonimia con *Didolodus*, otros autores han seguido considerando válido a *Paulogervaisia*. Soria (2001), si bien reconoce la validez de *P. mamma* sobre la base de similitudes con *Prothesodon coniferus*, argumenta que *Paulogervaisia porcus* corresponde a un nuevo género de litopternas Anisolambdidae:

Lambdaconops. Por otra parte, menciona a “*Lambdaconus*” *alius* como un Didolodontidae, conjuntamente con el *nomen dubium* *Megacrodon planus* (= *Polymorphis planus sensu* Simpson, 1948) en una lista con taxones otrora referidos a Proterotheriidae (Soria, 2001).

***Paulogervaisia inusta* Ameghino, 1901**

Lámina 5

Paulogervaisia inusta, Ameghino, 1901, p. 389; 1902b, p.25, fig. 13; 1906, p.329, fig. 154. Cifelli 1985, p. 4 tabla 1, 24 tabla 9. McKenna 1956, p. 738. Pascual y Odreman Rivas, 1971, p. 378. Paula Couto, 1979, p. 359. Simpson, 1948, p. 106, 107, estampa 10: fig. 10, 1967a p. 249

Paulogervaisia mamma Ameghino, 1901. McKenna 1956, p. 738. Paula Couto 1979, p. 359. Simpson, 1948, p. 107; 1967a, p. 10. Cifelli, 1983a, p. 6, 7 fig. 1, 8 fig. 2., 1985, p. 24 tabla 9.

Lambdaconus mamma Ameghino, 1901, p.376; 1904b, p.122, fig. 138, 203, 449, 548, 568, 570; 1906, p. 296, fig. 86, 174.

Holotipo: MACN 10664 m3 derecho aislado y profundamente desgastado

Hipodigma: el holotipo; sintipo de *Lambdaconus mamma* MACN 10719: fragmento mandibular derecho con p3-m2, con un importante desgaste en la superficie oclusal. Fragmento de maxilar izquierdo con M2 y M3, y un fragmento de M2 derecho.

Procedencia estratigráfica y Edad: La unidad portadora es el miembro Gran Barranca de la Formación Sarmiento. SALMA Casamayorense, subedad Barranquense (Eoceno Medio).

Procedencia geográfica: Gran Barranca, Sur del Lago Colhué-Huapi, Chubut, Argentina.

Diagnosis: la misma que para el género.

Descripción: El M2 tiene un contorno cuadrado, con el precíngulo y postcíngulo rectos y casi paralelos. El precíngulo porta un fuerte protostilo mesial a la preprotocrista, y se continúa lingualmente hasta la base del protocono. En los molares conservados, el extremo mesiolabial se encuentra dañado. De lo que se conserva del M2 aislado (MACN 10719), puede inferirse que el paracono era una cúspide voluminosa, tanto o más que el protocono, y algo desplazada labialmente respecto al metacono. El postcíngulo es recto y se extiende desde el margen posterior del hipocono hasta la porción distolabial del metacono, pero sin bordear lingualmente la base de esta cúspide. El metacono es una cúspide pequeña del tamaño de los cónulos, asociada a una corta postmetacrista recta y de dirección posterior, y a una premetacrista que se extiende algo lingualmente hacia un muy modesto mesostilo. El menor tamaño del mesostilo y su posición más lingual, diferencian claramente a *Paulogervaisia* de las especies de *Didolodus*. El paracónulo y metacónulo se ubican respectivamente algo más anteriores que el paracono y metacono, y más próximos al protocono; se vinculan a esta última cúspide por una corta preprotocrista y postprotocrista respectivamente. Los cónulos no presentan cristas conulares internas, pero una crista preparaconular se proyecta mesiolabialmente, y una crista postmetaconular lo hace distalmente e interceptando a la mitad al postcíngulo. El hipocono es solo levemente más lingual que el protocono y claramente separado de esta cúspide, pero vinculado a través de una conspicua entocrista. El M3 presenta las mismas características pero en proporción es un diente más corto mesiodistalmente.

El p3 presenta un alto grado de molarización y una estructura marcadamente bulbosa. Es un diente rectangular con el eje mayor mesiodistal. El trigónido es alto y presenta un importante desgaste, por lo que de la porción mesial no puede inferirse la presencia de paracrístida ni de paracónido. El metacónido y el protocónido parecen ser iguales en tamaño y apenas distinguibles por un leve surco en vista oclusal, ya que ambas cúspides se encuentran fuertemente integradas en sus bases. El talónido es corto y no se observan cúspide asociadas. Aparece como una extensión distal de la cara de desgaste del trigónido.

El p4 conserva la morfología básica del p3, pero es algo más ancho que este último. El metacónido y el protocónido se encuentran mejor diferenciados, ubicándose el primero

algo más distalmente. El talónido es algo mayor que en el premolar precedente, pero el desgaste no permite reconocer ninguna cúspide.

Los dos primeros molares inferiores presentan una morfología similar y un grado de desgaste avanzado que dificulta la interpretación de las relaciones cuspidales. En ambos casos existe una continuidad de dentina que une la superficie del trigónido, la crístida oblicua y la mayor parte del talónido. Los molares se diferencian solo por el mayor tamaño del m2. El trigónido de los molares es corto en sentido mesiodistal, lo que permite presuponer que el paracónido no se encontraba presente. A pesar del desgaste, el metacónido conserva su margen lingual más alto que el resto de las cúspides. En el m1, el trigónido muestra dos importantes caras de desgaste, una se proyecta mesialmente y se continúa con el talónido del p4, y la otra se proyecta distalmente hacia la crístida oblicua. El hipocónido parece haber correspondido a la cúspide de mayor tamaño del talónido. El borde distal del hipoconúlido del m1 sobresale distalmente y contacta la cara mesial del trigónido del m2. Sin embargo, en este último, el margen distal del talónido es prácticamente recto y el hipoconúlido no se distingue.

El único m3 conocido presenta un trigónido corto en sentido mesiodistal y transversalmente algo más ancho que el talónido. El importante desgaste en el trigónido dificulta la descripción de las cúspides. No se observan vestigios del paracónido, el cual en caso de estar presente debería mostrar un importante grado de coalescencia con el metacónido, ya que no existe demasiado lugar para el desarrollo de esta cúspide. El metacónido y el protocónido se encuentran desgastados y representados por islotes de dentina que llenan la totalidad del trigónido. El metacónido se encontraba solo levemente desplazado posteriormente respecto del protocónido. El precingúlido es grueso y presenta una muesca del hipoconúlido del m2 dividiéndolo en dos sectores. La cara distal del trigónido es recta y éste no invade la cuenca del talónido. Las tres cúspides del talónido presentan contorno circular y no muestran una gran diferencia en tamaño. El entocónido es el más voluminoso y se encuentra unido distolabialmente al hipoconúlido. Esta última cúspide es la más distal y se conecta con el hipocónido a través de una corta hipocrístida que se proyecta desde la cara distolingual del hipoconúlido a la base de la cúspide labial. La base del hipocónido no llega a obliterar la mitad del talónido, como en otros didolodóntidos. Es una cúspide alta, bien separada de la cara posterior del trigónido.

Observaciones y comentarios sobre *Paulogervaisia inusta*

Simpson (1948) indicó que *Paulogervaisia inusta* y *P. mamma* podrían corresponder a la misma especie, y las diferencias de tamaño serían parte de la variabilidad poblacional. En una nota al pie de página indica que, de considerarse sinónimos, sería preferible utilizar como nombre válido a *Paulogervaisia inusta*, ya que corresponde al tipo del género, y si bien Ameghino (1901) los publica en el mismo año, se encuentra en una página precedente a *Lambdaconus mamma* (= *Paulogervaisia mamma*). Sin embargo, debido a que carecía de los mismos elementos de la serie dentaria como para establecer comparaciones, prefirió retener ambas especies de modo tentativo. En el presente trabajo se siguen las observaciones de Simpson (1948) y se sinonimizan ambos taxones debido a que no existen ni nuevos materiales ni caracteres cualitativos que puedan ser utilizados para sustentar dicha separación. Si bien el ICZN (1999) no adhiere al principio de prioridad de página en el caso de dos taxones publicados en el mismo año, revista y volumen, en el presente trabajo se consideró a *Paulogervaisia inusta* como la especie válida por ser el tipo del género (ver figura 6.IV.)

***Ernestokokenia* Ameghino, 1901**

Ernestokokenia Ameghino, 1901, p.380; 1906, p.467. Bonaparte *et al.* 1993, p. 33, 34; Carrol, 1988, p. 369. Cifelli, 1983a, 3-9, 7 fig. 1, 8 fig. 2, 9 tabla 2, 14,15,28,29; 1985, p. 22, 24 tabla 9, Cifelli y Villaroel 1997, p. 283. Gelfo 1999, p. 11R. Gelfo 2002, p. 2004a, p. 476, 477, 478. Gelfo y Tejedor 2004, p.48R. Lavocat, 1958, p. 23. López, 1997, p. 70, 77. McKenna, 1956, p. 738-742. Muizon y Cifelli, 2000, p.50, 74- 76, 92, 103, 116, 122, 126, 127, 128 fig. 20, 129, 130, 131, 137, 141 tabla 16, 142 fig. 22 a, b, c, d, 144. Paula Couto, 1952a, 361 (no en el sentido de las páginas 362-366), 1978, p. 210, 213, 215. 1979, p. 355, 358, 359, 360. Reig, 1981, p. 45. Romer, 1967, p. 385. Simpson, 1935a, p. 6, 19; 1935b, p. 7-9; 1945, p. 124; 1948, p. 97, 109, 110, 113, ; 1964, p. 10,11; 1967a, p. 11, 12, lámina 9. Soria, 2001, p. 135. Van Valen, 1978, p. 58.

Notoprotonia Ameghino, 1904a, vol. 57, p.336. Osborn, 1910, p. 546. Gregory, 1910, p. 383,

Protonia, Ameghino, 1906, p. 467 (error tipográfico)

Protonia (*Euprotonia*) Cope, Gaudry, 1904, p.9

Notoprotonia, Scott 1913, p. 489; 1937, p.490 (error tipográfico)

Holotipo: *Ernestokenia nitida* Ameghino, 1901, MACN A-10735 m2 izquierdo y fragmento de un m3 izquierdo.

Procedencia estratigráfica y Edad: Grupo Río Chico, Formación Las Flores y Formación Koluel Kaike (“*argiles fissilaires*”). Parte basal de las Tobas Sarmiento; las especies referidas a *Ernestokenia* se encuentran representadas en las SALMAs Itaboraiense, Riochiquense, Casamayorensis (incluyendo Vaquense? y Barranquense). Además, miembro medio de la Formación Geste SALMA Mustersense.

Procedencia geográfica: El género *Ernestokenia* parece encontrarse restringido a diversas localidades de Patagonia, al menos hasta que se confirme la procedencia de la Provincia de Mendoza de la mencionada colección Groeber depositada en el MACN. Un único resto aquí considerado como *Ernestokenia* cf. *yirunhor* proviene de la localidad de Antofagasta de La Sierra, en la Provincia de Catamarca. *E. parayirunhor* y *E. protocenica* originalmente descritas para la SALMA Itaboraiense de São José de Itaboraí, en Rio de Janeiro, Brasil (Paula Couto, 1952a), constituyen los géneros *Paulacoutoia* y *Miguelsoria* (Cifelli, 1983a).

Diagnosis: molares superiores más anchos que largos; el mesostilo si está presente es diminuto y no interrumpe la continuidad del cíngulo labial como en *Didolodus*. Cúspide sobre el postcíngulo labial al hipocono usualmente presente; paracónulo y metacónulo de pequeño a mediano tamaño. Los dos primeros molares inferiores con el talónido más ancho que el trigónido y tendencia a la simplificación de este último. El paracónido marcadamente más pequeño que el metacónido y coalescente en su base a esta última cúspide, o totalmente ausente, en cuyo caso la paracrístida contacta directamente al metacónido.

Observaciones y comentarios del género *Ernestokokenia*

Ameghino (1901) asignó al género *Euprotogonia* Cope, 1893 (actualmente considerado como sinónimo junior de *Tetraclaenodon* Scott, 1892) molares superiores provenientes de la porción superior de los bancos casamayorenses al norte de Colhué-Huapi, provincia de Chubut. Gaudry (1904) se refirió a este taxón como *Protogonia*¹ (*Euprotogonia*) reconociendo los vínculos propuestos por Ameghino con las formas de América del Norte. Posteriormente, si bien se indicó que no era posible separar genéricamente a las formas de Patagonia de aquellas de América del Norte, Ameghino (1904) planteó que tratándose de animales que han vivido en regiones tan apartadas y en épocas tan distintas –ya que consideraba que la antigüedad de los restos patagónicos era Cretácica- era pues casi seguro que deban de corresponder a géneros distintos. De este modo propuso el género *Notoprotogonia*, a fin de diferenciar a las formas de América del Sur de aquellas del Torrejoniense de América del Norte. Sin embargo, Ameghino (1906), sin explicar bien el motivo, menciona en una lista de géneros a *Protogonia* en clara alusión a *Notoprotogonia*, ya que este último no se encuentra citado en la mencionada lista de “Condylarthra” que publicó.

Ameghino (1901) creó el género *Ernestokokenia* sobre la base de un m2 izquierdo y un talónido de m3 que refirió a *E. nitida* (MACN A- 10735). Simpson (1948), quien realizó la mayor revisión respecto a estas formas, dedujo que *Ernestokokenia* y *Notoprotogonia* corresponden en realidad a las dentición inferior y superior de un mismo taxón. Justifica su asignación por el hecho de que *Ernestokokenia* difiere de otros molares similares de mamíferos sudamericanos paleógenos por presentar un esmalte más fino, una construcción más simplificada y la presencia de cúspides más bunoides. De igual modo, *Notoprotogonia* difiere exactamente en los mismos detalles de otros molares superiores. Además, los dientes de ambos ocluyen perfectamente, por lo que considera que deben ser reunidos (Simpson, 1948).

¹ El género *Protogonia* Cope, 1881 fue suprimido por ICZN, opinión 980, 1972.

McKenna (1956) sugirió, sin definirlo claramente, la posibilidad de considerar a *Archaeohyracotherium*, conocido únicamente por un molariforme superior, como un sinónimo junior de *Ernestokokenia*, criterio que no se convalida en este trabajo.

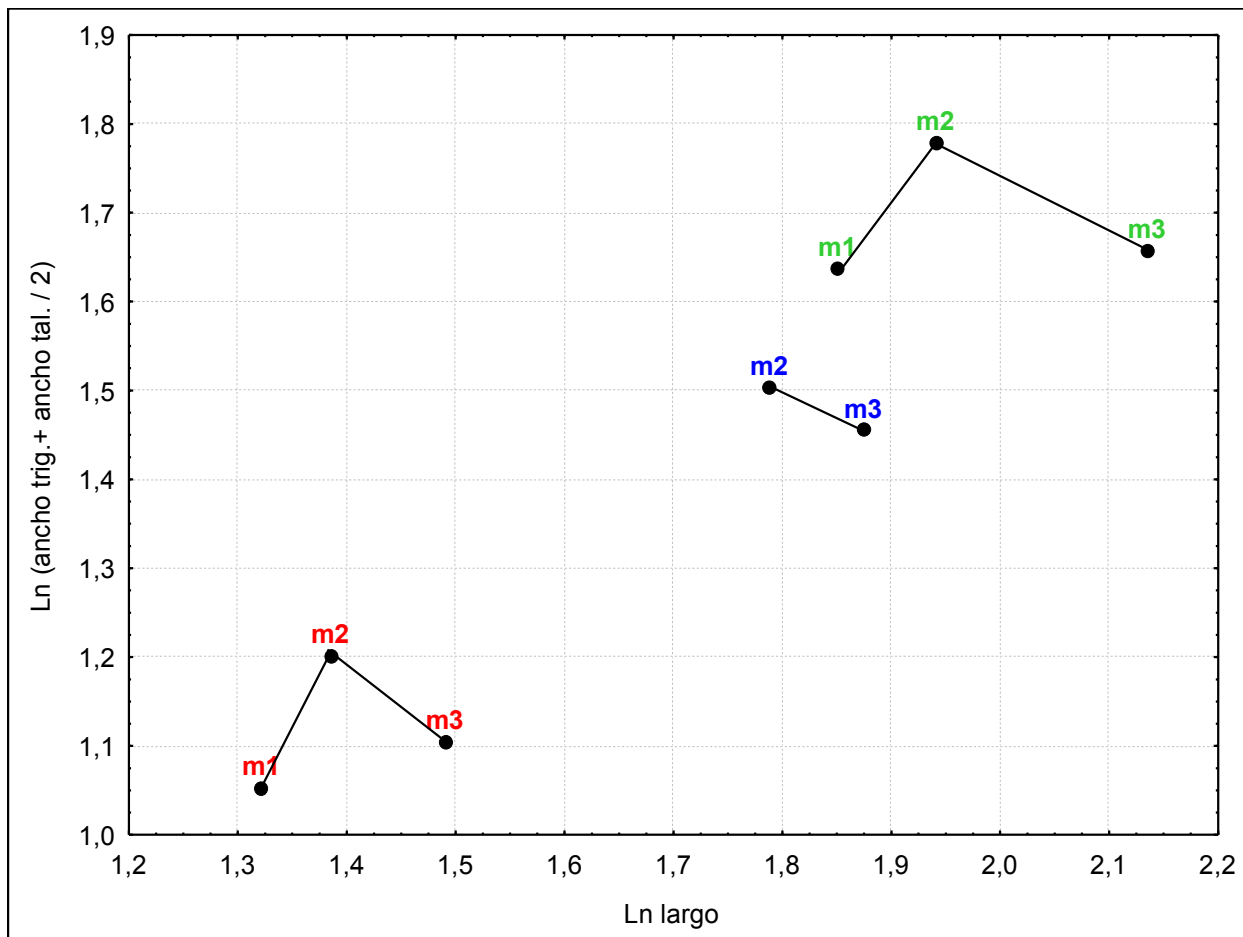


Figura 6.V. Tamaño comparado de las medias de las medidas de los molares inferiores de *Asmithwoodwardia subtrigona*, *Ernestokokenia nitida* y *Ernestokokenia yirunhor*. Expresado en el Ln del largo en el eje X y el Ln del ancho promedio (del trigónido y del talónido)

Simpson (1948) destacó que tanto los dientes superiores como los inferiores de las especies de *Ernestokokenia* se asemejan a los de *Asmithwoodwardia subtrigona*. Esta última afirmación llevó a otros autores (Van Valen, 1978; McKenna y Bell, 1997) a considerar finalmente a *Ernestokokenia* como sinónimo junior de *Asmithwoodwardia*. A pesar de que esta asignación no fue aceptada por todos (Cifelli, 1983a; Muizon y Cifelli,

2000; Soria, 2001), no existen justificaciones apropiadas para ninguna de las dos opiniones. Mientras los partidarios de la sinonimia destacaron la similitud en relación a la morfología y distribución de las cúspides, quienes consideraron la validez de ambos géneros, tal como se sostiene en este trabajo, enfatizaron las importantes diferencias de tamaño entre ambas formas. En la figura 6.V. se comparan las medias de los tamaños del total de molares inferiores de dos especies de *Ernestokokenia* la de menor tamaño (*E. yirunhor*), la mejor conocida en cuanto a la cantidad de restos (*E. nitida*), y *Asmithwoodwardia subtrigona* (Anexo, 10.c. tabla de medidas). Los caracteres cualitativos que se describen en *Asmithwoodwardia subtrigona* y los de las especies de *Ernestokokenia*, así como los resultados de los análisis filogenéticos realizados son considerados suficientes como para justificar la validez de *Ernestokokenia*. Es importante destacar sin embargo la precariedad de elementos a la hora de justificar la monofilia de las especies de *Ernestokokenia*, y en particular la consideración de *Ernestokokenia patagonica* como cogenérica de las restantes.

Anteriormente, *Ernestokokenia protocenica* y *E. parayirunhor* (Paula Couto, 1952a), dos especies del Itaboraiense de Río de Janeiro, fueron referidas a géneros distintos, *Paulacoutoia* y *Miguelsoria*, respectivamente (Cifelli, 1983a). *Ernestokokenia nitida*, la especie tipo del género, que en la revisión de Simpson (1948) incluía como sinónimo a *E. marginata*, corresponde con certeza a la dentición inferior de *Enneoconus parvidens* (Ameghino, 1901), tal como se argumenta en el apartado de esta especie.

Una composición artificial de los taxones fue utilizada por Cifelli (1983a), quien para propósitos comparativos y no en un sentido taxonómico formal, consideró tres taxones. En primer lugar reunió a las formas casamayorenses *E. nitida*, *E. patagonica* y *E. trigonalis*, así como los restos de la colección Tournouër provenientes de Cerro Negro y considerados *Ernestokokenia* sp. (Simpson, 1964, 1967), bajo la denominación de *Ernestokokenia* spp. (figura 6.VI.) Por otro lado, reconoció a las formas riochiquenses *E. yirunhor* y *E. chaishoer*. A pesar de esto, no incluyó a esta última en el desarrollo de su análisis filogenético, si bien la misma es tenida en cuenta en su matriz de datos. Tópicos relacionados con el análisis detallado de la matriz considerada por Cifelli (1983a) y consideraciones sobre los resultados obtenidos al incluir o no esta especie en dicho análisis, se discutieron en otra parte de este trabajo (Discusión, 5.d. La problemática de los Didolodontidae).

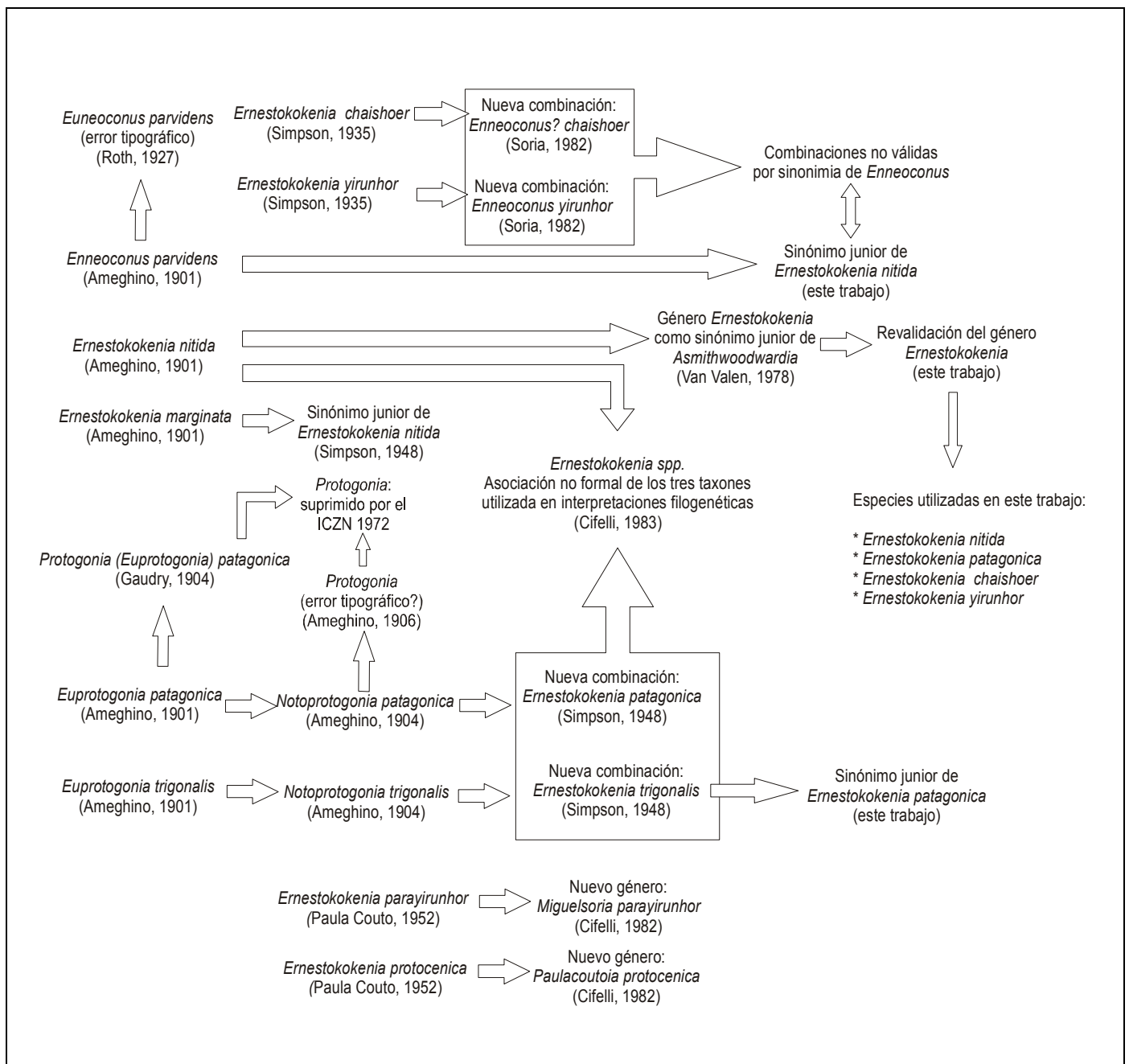


Figura 6.VI.: Sinopsis de los cambios sistemáticos de las especies referidas a *Ernestokokenia* (especie tipo: *Ernestokokenia nitida*)

En la extensión dada en este trabajo al género *Ernestokokenia* se reconocen cuatro especies *E. nitida*, *E. patagonica*, *E. chaishoer* y *E. yirunhor* (figura 6.VI.) Además de las diferencias de carácter cualitativo que se detallan a continuación en el apartado de cada especie, existen diferencias cuantitativas que permiten discriminar estas formas (figuras 6.VII. y 6.VIII.) Como puede observarse, y más allá del escaso número de ejemplares conocidos, *Ernestokokenia yirunhor* corresponde a la forma de menor tamaño, discriminándose claramente de los otros taxones.

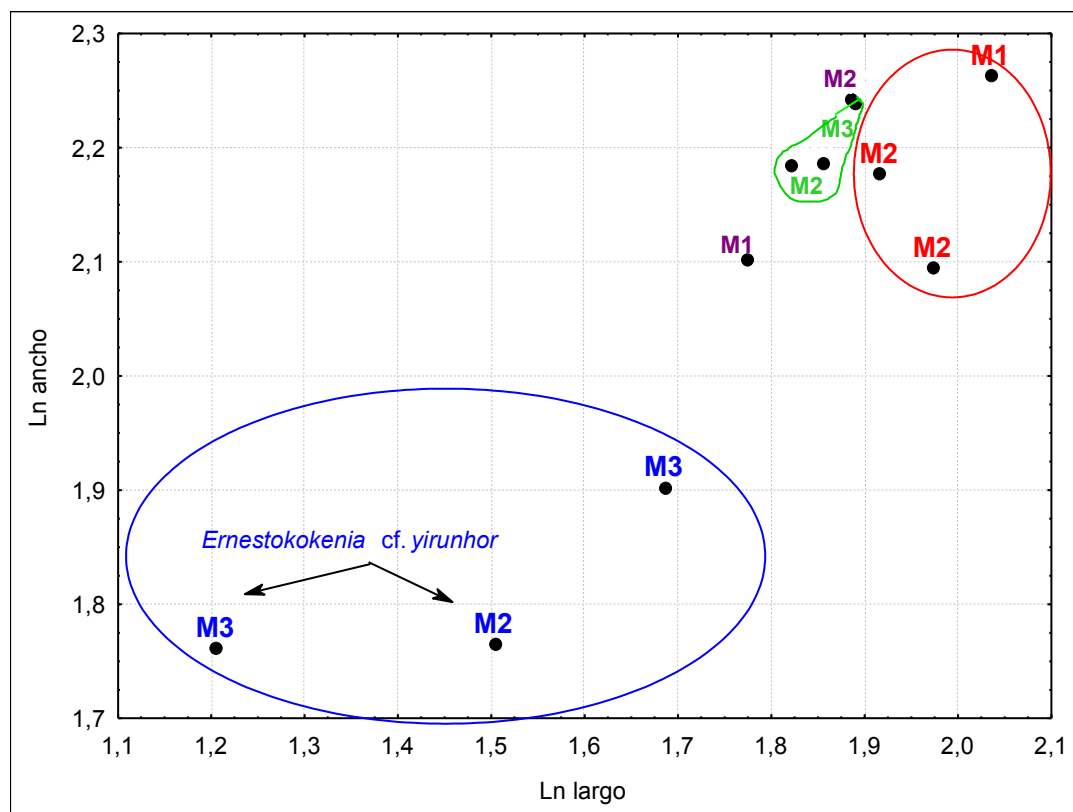


Figura 6.VII. Diagrama de dispersión del Ln del ancho y el largo de los molares superiores de las especies de *Ernestokokenia*: *E. chaishoer*, *E. nitida*, *E. patagonica*, *E. yirunhor*

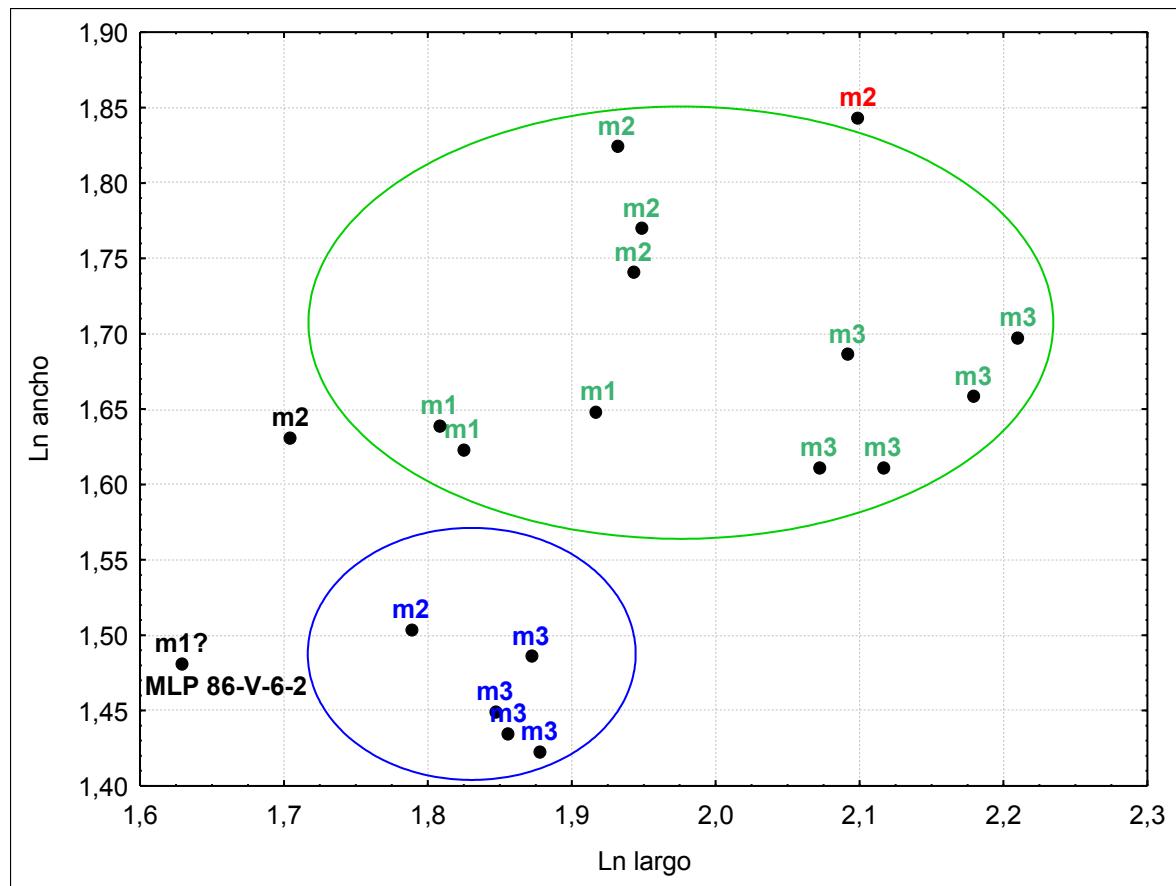


Figura 6.VIII.: Diagrama de dispersión del Ln del ancho y el largo en mm de los molares inferiores de las especies de *Ernestokokenia*: *E. chaishoer*, *E. nitida* y *E. yirunhor*. Se destaca **m1?** (MLP 86-V-6-2) de Antofagasta de la Sierra, y **m2** (MLP 90-II-5-1103) de Las Flores, ambos considerados como *Ernestokokenia* cf. *yirunhor*

***Ernestokokenia nitida* Ameghino, 1901**

Lámina 7 y tabla de medidas (Anexo)

Ernestokokenia nitida Ameghino, 1901, p. 380. Cifelli, 1983a, p.5, 8; 1985, p.4 tabla 1, 14 figura 6. Muizon y Cifelli, 2000, p. 54, 70, 77, 132, 136. Pascual y Odreman Rivas, 1971, p. 378. Paula Couto, 1978, p. 210, 1979, p. 358. Simpson, 1948, p. 110 fig. 31 y lámina 11; 1967a, p. 249. Soria, 2001, p. 15

Ernestokokenia marginata Ameghino, 1901, p. 380; Simpson, 1948, p. 110

Enneoconus parvidens Ameghino, 1901, p. 378, 1904b, p.78, fig. 78, 136, 169, 513; 1906, p. 296, fig. 87. Cifelli, 1983a, p. 7, 9. Pascual y Odreman Rivas, 1971, p. 378. Romer, 1967, p. 385. Simpson, 1948, p. 95, 98, 109. Soria, 1982a; 2001: p. 134 -136.

Euneoconus, Roth, 1927, p. 249 [error tipográfico]

Holotipo: MACN 10735 m2 izquierdo y un fragmento de m3 izquierdo partido.

Tipos de los sinónimos: *E. marginata*, MACN 10722, diente aislado correspondiente a un m1 izquierdo. *Enneoconus parvidens*, MACN 10726, M3 derecho aislado.

Hipodigma: el holotipo; los tipos de los sinónimos; AMNH 28447: m3 derecho?; MLP 61-VIII-3-207: m3 derecho (Mina de Yeso, Chubut) MLP 66-V-5-95: m3 derecho (Cerro Guacho provincia de Chubut), MNHN CAS 683 M2 derecho; MNHN CAS 681: fragmento mandibular con m1-3 derecho. MLP 59-II-24-11: M2 izquierdo, MLP 59-II-24-541: M2 derecho.

Procedencia estratigráfica y Edad: No hay una procedencia estratigráfica segura para los materiales tipos; éstos provendrían del miembro Gran Barranca de la Formación Sarmiento, lo que se deduce de los datos aportados por Ameghino (1901). Esta especie se encuentra representada en la SALMA Casamayorensis, tanto en las subedades Vaguense como la Barranquense (Eoceno Medio).

Procedencia geográfica: Todos los materiales provienen de la Provincia de Chubut, Argentina. Los materiales tipo no tienen una procedencia segura, pero de lo que puede inferirse provienen de la Barranca Sur del Lago Colhué-Huapi. Del mismo lugar provienen los especímenes AMNH 28447 y aquéllos materiales de la Colección Tournouër (MNHN CAS) que figuran con etiquetas “Cerro Negro”. El tipo de *Enneoconus parvidens* procede de la localidad denominada “Oeste de Río Chico” que se encontraría próxima al Cañadón Vaca (Simpson, 1967b). Los restos con repositorio MLP y número 59 mencionados provienen del Cerro Guacho, al igual que MLP 66-V-5-95, también del Cerro Guacho. El material MLP 61-

VIII-3-207, procede de la denominada mina de yeso (*sensu* Pisano y que corresponde a la Gran Barranca)

Diagnosis: I?/? C?/? P4/4 M3/3. Didolodóntido de mediano tamaño con molares superiores con crista preparaconular proyectada entre el parastilo y el paracono. Con entocónido en el m1 y m2 de mayor tamaño relativo que el hipoconúlido. Molares inferiores caracterizados por el desarrollo de una breve entocrístida; hipocónido grande y voluminoso que invade la porción anterior de la cuenca del talónido por delante del hipoconúlido. El m3 con postcrístida sin contactar con el entocónido e hipocrístida presente.

Descripción: El M2 presenta un contorno rectangular. El precíngulo es prácticamente recto y no se extiende lingualmente sobre la base del protocono, ni labialmente sobre la del paracono. Presenta una pequeña cúspide mesiolingual al paracónulo. El postcíngulo asciende lingualmente hasta el ápice del hipocono; hacia el sector labial es interceptado por una corta postmetacrista y se continúa labialmente rodeando la base labial del metacono; este cíngulo labial es crenulado y termina en una protuberancia mayor entre el paracono y el metacono. Esta protuberancia es del tamaño del mesostilo que se describe para el M3; sin embargo, la centrocrista no se encuentra asociada a esta cúspide. El paracono y el metacono se encuentran alineados mesiodistal, son cúspides voluminosas, subiguales al protocono y al hipocono, si bien las dos posteriores parecen ser algo mayores. La centrocrista y la preparacrista son más o menos rectas. No se observa un parastilo bien desarrollado, pero el desgaste de la intersección de la preparacrista y el precíngulo es pronunciado como para poder descartar el desarrollo de una pequeña cúspide. Los cónulos son más pequeños, separados y prácticamente linguales al paracono y metacono. Su separación determina una cuenca del trígono amplia en comparación con *Didolodus multicuspis*. No presentan crista postparaconular ni postmetaconular. El paracónulo proyecta una crista preparaconular hacia la preparacrista que no llega a unirse con el precíngulo. El metacónulo se conecta con la base del metacono a través de una corta crista premetaconular. El protocono es algo más bajo que las cúspides labiales, se vincula con los cónulos a través de una preprotocrista y una posprotocrista. El hipocono, bien separado del protocono, no se conecta por una crista anterior al protocono, sino que su margen labial

contacta la postprotocrista. Lingualmente se observa una pequeña cúspide entre el protocono y el hipocono, similar a lo observado en otro Didolodontidae como *Didolodus* sp. nov. y *Paulogervaisia inusta*.

El M3 presenta un contorno trapezoidal, con un metacono más pequeño que el paracono y de ubicación marcadamente más lingual. El precíngulo es más curvo que en el M2 y se extiende desde la base del protocono hasta el margen mesiolabial del paracono. Se interrumpe por una robusta cúspide mesiolingual al paracónulo y casi tan grande como ésta. El postcíngulo es corto, se extiende desde el hipocono hasta el sector labial bordeando la base del metacono. El escaso cíngulo labial también es crenulado, como se observa en el M2. La centrocrista se encuentra proyectada labialmente hacia un muy pequeño mesostilo, aunque este carácter puede ser variable si se considera que sólo se observa en MACN 10726 (tipo del sinónimo *Enneoconus parvidens*). La preparacrista está marcada y se une a una pequeña protuberancia correspondiente al parastilo sobre el precíngulo. El paracono es la cúspide más voluminosa y se ubica tan mesial como el protocono, mientras que el metacono, distolingual, es menos de la mitad de ésta. El protocono es la segunda cúspide en tamaño, se contacta con los cónulos por una preprotocrista y una postprotocrista bien marcadas. Los cónulos son las cúspides de menor tamaño, y se encuentran ubicadas algo más mesialmente que el paracono y el metacono. No se observan cristas asociadas a los cónulos, excepto por una corta crista preparaconular. El hipocono es una cúspide más baja que el protocono y bien separada de esta última cúspide.

En cuanto a la dentición inferior, el m2 presenta un trigónido más angosto que el talónido. No se observa paracónido. El metacónido es grande, voluminoso, se encuentra desplazado distalmente y su base contacta mesialmente la del protocónido, llenando por completo la cuenca del trigono. El protocónido proyecta una paracrístida arqueada distalmente pero que, a diferencia de lo observado en otros didolodóntidos, describe un arco desde esta cúspide hasta el metacónido, con el punto de mayor convexidad mesial ubicado mesiolabialmente. El precingúlido es grueso pero no se extiende sobre los márgenes labial o lingual del trigónido. La protocrístida en "V" con el vértice hacia la base del talónido se encuentra escasamente diferenciada de los márgenes mesiales del protocónido y metacónido. El hipocónido es la cúspide más voluminosa del talónido,

proyecta una crístida oblicua recta y sin cúspides asociadas que contacta el mencionado vértice de la protocrístida. El hipoconúlido es la cúspide más posterior. El entocónido se encuentra bastante distal respecto del hipocónido y próximo al hipoconúlido, pero separado por un surco profundo de la base de esta última cúspide. No se observa postcrístida pero sí una pequeña cúspide adosada a la cara anterior en el entocónido de MACN 10735, o una incipiente y corta entocrístida en MNHN CAS 681. El postcingúlido es corto y no se encuentra tan desarrollado como el precingúlido, y es más grueso sobre todo labialmente al hipoconúlido.

El m3 presenta un trigónido muy similar a lo observado en el m2. El metacónido se ubica algo más posterior, y es algo más alto y voluminoso que el protocónido. La paracrístida es robusta, arqueada posteriormente y limita anteriormente la pequeña cuenca del trigono. El talónido se encuentra muy expandido posteriormente. El hipocónido es la cúspide más voluminosa y su base llena prácticamente la cuenca del talónido. Se contacta con el sector labial del metacónido a través de una robusta crístida oblicua, y con el hipoconúlido por una hipocrístida que cierra el talónido distolabialmente. El hipoconúlido se ubica muy distal respecto de las restantes cúspides. Labialmente, su base se contacta con la base del hipocónido por un corto pero evidente cingúlido. Una postcrístida se proyecta mesiolingualmente desde el ápice del hipoconúlido hacia la cara distal del entocónido, pero sin llegar a establecer un verdadero contacto con esta última cúspide. De este modo, el surco de la cuenca del talónido rodea todo el contorno posterior del entocónido hasta el margen lingual. El entocónido presenta una pequeña entocrístida que no llega a cerrar la cuenca del talónido por detrás del metacónido. La cuenca del talónido es amplia y, como se mencionó, se abre lingualmente por delante y por detrás del entocónido.

Una variación interesante se observa en el m3 MLP 61-VIII-3-207 y, en menor medida, en MNHN CAS 681, donde la crístida oblicua presenta un pequeño abultamiento a modo de mesocónido, similar a lo observado en *Didolodus multicuspis*. Sin embargo, en rasgos generales, *Ernestokokenia nitida* presenta una crístida oblicua más estilizada que en este último taxón, y el talónido más alargado mesiodistalmente.

Comentarios y observaciones sobre *Ernestokokenia nitida*

Ameghino (1901) creó a *Ernestokokenia marginata* separándola de *Ernestokokenia nitida* por considerarla más pequeña, con cúspides más puntiagudas, valles más profundos, un hipoconúlido de menor tamaño y la presencia de precingúlido y postcingúlido. Según Simpson (1948) quien considera esta especie como sinónimo junior de *E. nitida*, las diferencias se deben al desgaste y a la posición en la serie dentaria, reconociendo además los cíngulos en ambos ejemplares.

Ameghino (1901) describió también varios géneros y especies nuevos de “Condylarthra”, entre los que se encuentra *Enneoconus parvidens* representado desde entonces por un único molar superior, atribuido erróneamente por Ameghino a un molar superior número 5, equivalente en su numeración dental al primer molar superior. Simpson, (1948) identificó correctamente la ubicación del diente en la serie dentaria y, luego de compararlo con otros Didolodontidae, lo identificó como un género válido pero con dudas, debido a que las mayores diferencias con *Didolodus* radicaban en el menor tamaño del mesostilo. Soria (1982a), en un resumen que aparentemente no fue conocido por posteriores investigadores, ya que no hicieron referencia al mismo (Cifelli, 1983a, b; Cifelli, 1993; McKenna y Bell, 1997; Muizon y Cifelli, 2001), consideró que *Ernestokokenia chaishoer* y *Ernestokokenia yirunhor* correspondían en realidad a especies del género *Enneoconus*, con dudas en el segundo caso. Fundamentó sus consideraciones en que las diferencias existentes entre los molares superiores de *E. chaishoer*, *E. yirunhor* y el M3 de *Enneoconus* eran similares a las encontradas en la serie dental de *Didolodus multicuspis*. Sin embargo debido a la presencia del incipiente mesostilo en *Enneoconus parvidens*, rasgo ausente en los otros dos taxones, creyó oportuno realizar nuevas combinaciones² y mantener las especies como válidas. Esta propuesta no ha podido ser corroborada y no parece justificarse más que por la introducción *ad-hoc* de la mencionada hipótesis, por lo cual no ha sido aceptada en el presente trabajo.

Enneoconus constituye entonces un género monotípico. El holotipo e hipodigma de *Enneoconus parvidens*, consistente en un M3 izquierdo en buen estado de preservación

² Las combinaciones comentadas, pero no formalizadas en una publicación periódica y que constituirían *nomen nudum* son: *Enneoconus? chaishoer* y *Enneoconus yirunhor* (Soria, 1982a). Cabe destacar que *Enneoconus parvidens* es aquí considerado como sinónimo junior de *Ernestokokenia nitida*.

(MACN 10725) y con escaso desgaste, proviene de sedimentos casamayorenses del oeste de Río Chico (*fide* Ameghino, 1901). No obstante ninguna de las numerosas campañas realizadas en Patagonia ha permitido recuperar nuevos especímenes referidos a dicho taxón. Esto motivó la realización de comparaciones con la finalidad de contrastar la hipótesis de que el M3 de *Enneoconus* pudiera corresponder en realidad a la dentición superior de algún otro taxón ya conocido. La comparación más determinante se estableció con un fragmento mandibular izquierdo con los m1-3 (MNHN CAS 681)³ de sedimentos Casamayorenses de Cerro Negro. El material fue asignado por Muizon y Cifelli (2000) a *Ernestokokenia* cf. *nitida*. Aparentemente este material no fue revisado por Simpson (1964) cuando analizó la colección Tournouër (Gaudry, 1904). El m3 de este material constituye el complemento inferior del molar superior del tipo de *Enneoconus parvidens*. Los molares son del tamaño apropiado y, la simple oposición del tercer molar superior (*Enneoconus parvidens*) e inferior (*Ernestokokenia nitida*) muestra una oclusión concordante (Gelfo, 2005) (figuras 6.IX. y 6.X.) El ápice del metacónido contacta sobre la cara interna del precíngulo, quedando limitado distalmente por el margen mesial del protocono. Por otra parte, el ápice del metacónido ocluye entre la cara interna del precíngulo y la porción anterior del paracono. El protostilo contacta, de este modo, con el vértice en “V” de la protocristida, cerrando completamente la parte distal del trigónido. En la reducida cuenca del talónido ocluye el protocono, mientras que el hipocónido queda enmarcado entre los flancos linguales del paracono y el metacono. El postcíngulo y la cara labial del hipocono se relacionan con la faceta de desgaste sobre el sector lingual del hipoconúlido, que ha desgastado una incipiente postcristida, que no llega a contactar al entocónido en ninguno de los restos atribuibles a *E. nitida*. Es importante destacar que, si bien el protocono ocluye correctamente cuando el protostilo contacta perfectamente el vértice de la protocristida, el ápice del protocono no llega hasta la base de la cuenca del talónido. Esto se debe a una pequeña diferencia de altura de la cúspide, más que a un problema de concordancia de los elementos superiores e inferiores.

³ Existe un calco en MLP con los datos coincidentes con dicho material y con la coincidencia de todos sus caracteres, pero le falta el m1, a diferencia de las descripciones e ilustraciones de Muizon y Cifelli (2000), donde se observa m1-3.

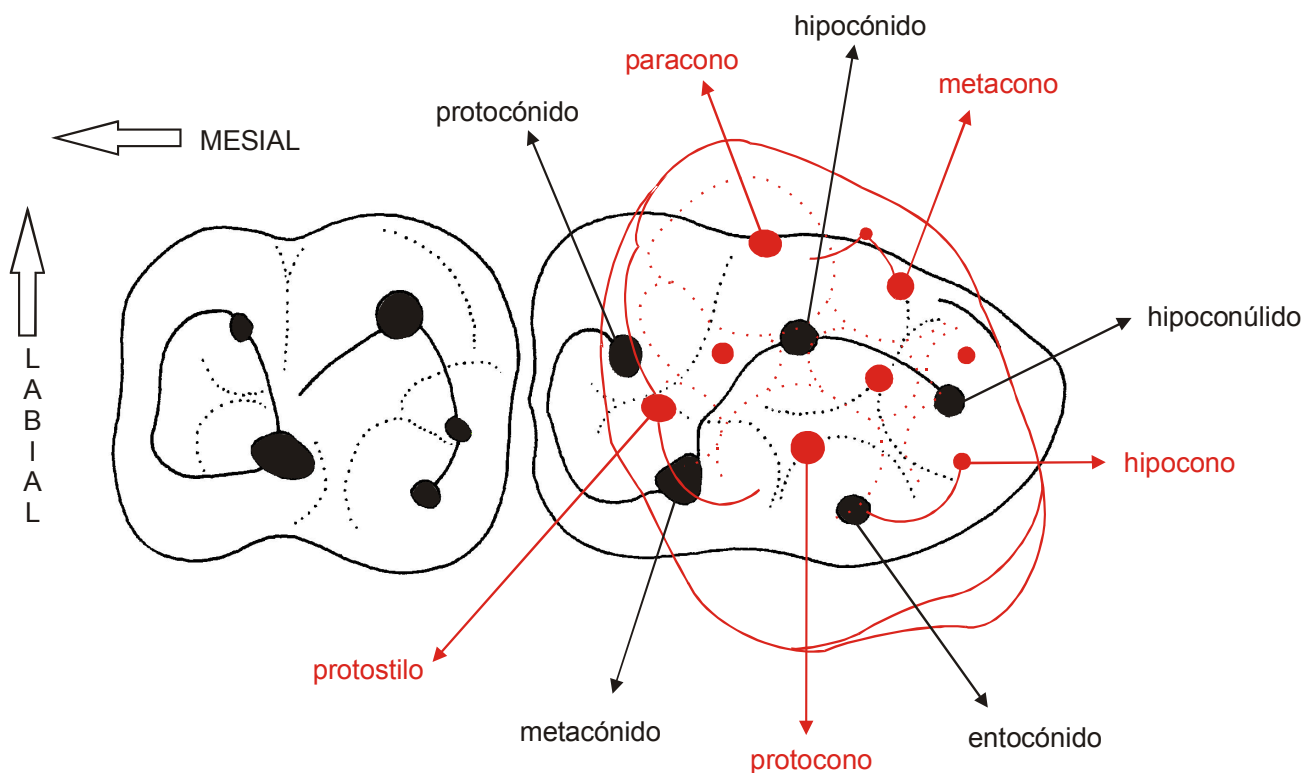


Figura 6.IX. Relaciones oclusales: en negro los m2-3 de MNHN CAS 681 (*Ernestokokenia nitida*) y superpuesto en rojo el M3 de MACN 10725 (*Enneoconus parvidens*), mostrando las relaciones oclusales.

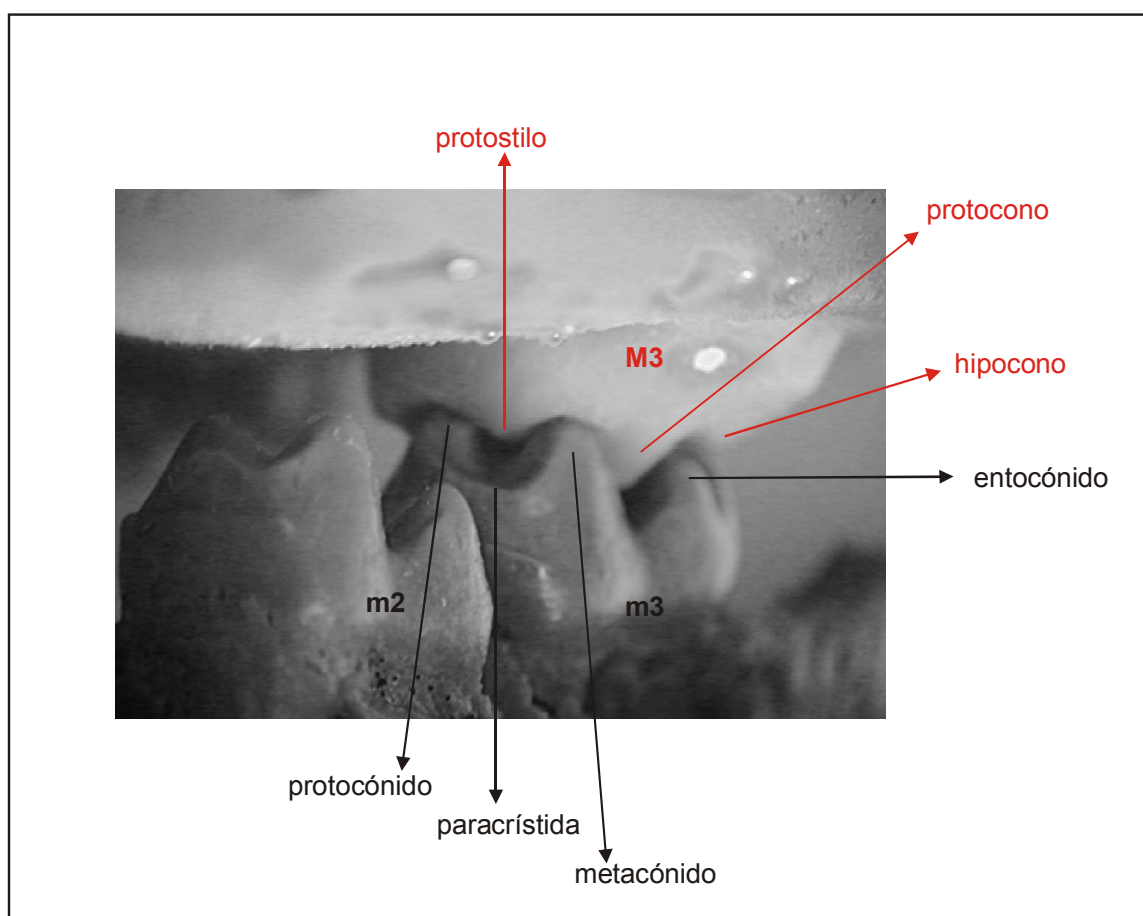


Figura 6.X.: Superposición de los calcos de los m2-3 de MNHN CAS 681 (*Ernestokokenia nitida*) y superpuesto en rojo el M3 de MACN 10725 (*Enneoconus parvidens*) en vista mesiolingual mostrando las relaciones oclusales M3/3

Por otra parte, los intentos de obtener una oclusión igualmente concordante entre M3/3 de otros Didolodontidae analizados en el presente trabajo han sido infructuosos.

A pesar de proceder geográficamente de distintas localidades, el análisis oclusal permite aportar evidencia empírica para considerar a *Enneoconus parvidens* como un sinónimo junior de *Ernestokokenia nitida*. Además, cabe destacar que no se ha podido asociar ningún otro elemento que sustente una nueva combinación de *Ernestokokenia* (*E. parvidens*). *Ernestokokenia nitida* y *Enneoconus parvidens* fueron descriptos por Ameghino (1901) no solo en el mismo año sino en la misma publicación⁴, por lo tanto, la decisión de

⁴ El ICZN (1999) no establece principio de prioridad entre dos taxones considerados sinónimos y dados a conocer en la misma publicación, el mismo año, la misma revista, el mismo tomo y volumen,

conservar el nombre *Ernestokokenia nitida* como válido se debe a que constituye el tipo del género, y este último comprende, aunque mal conocidas, varias especies, habiéndose referido una mayor cantidad de materiales al mencionado taxón.

Simpson (1948) no hace mención a las posibles relaciones de *Enneoconus* con *Ernestokokenia*. Cabe destacar que, si bien otros m3 de *Ernestokokenia nitida* eran ya conocidos (MACN 10735, AMNH 28477), estos materiales son izquierdos, imposibilitando establecer relaciones a través de la oposición directa de las piezas. Probablemente, la presencia de un débil mesostilo en el primero y la ausencia de dicha cúspide en todas las especies referidas al segundo ha sido uno de los factores más influyentes como para no realizar comparaciones directas entre estos taxones. En efecto, *Enneoconus* siempre fue comparado por este carácter con *Didolodus*, e incluso considerado como parte de uno de los dos linajes de “condilartros” propuestos por McKenna (1956). Un rasgo importante a tener en cuenta en futuras investigaciones tiene que ver con la variabilidad en el desarrollo del mesostilo, considerado como un carácter de diferenciación sino genérica al menos específica. Sin embargo entre los materiales referidos aquí a *Ernestokokenia nitida*, el M2 (MNHN CAS 683) no parece presentar dicha cúspide o al menos no una asociada a la centrocrista a diferencia del M3. Una variabilidad comparable se observó también en materiales referidos a *Asmithwoodwardia subtrigona*, de la localidad de Paso del Sapo. Hasta qué punto la presencia de un débil mesostilo puede corresponder a una variación serial o simplemente intraespecífica (como aquí se asume), deberá ser contrastado con el descubrimiento de nuevos restos. Por el momento, y sobre la base de la evidencia disponible, no parece justificarse una nueva combinación de *Ernestokokenia* para el sinónimo *Enneoconus* (e.g.: *Ernestokokenia parvidens*).

***Ernestokokenia patagonica* Ameghino, 1901**

Lámina 7 y tabla de medidas (Anexo)

pero que difieran en la paginación.

Ernestokokenia patagonica Cifelli, 1983a, p.29. Muizon y Cifelli, 2000, p. 69, Pascual y Odreman Rivas, 1971, p. 378. Paula Couto, 1978, p. 210; 1979, p. 358. Simpson, 1948, p. 111 y lámina 11

Ernestokokenia trigonalis Cifelli, 1983a, p. 7 fig. 1. Simpson, 1948, p. 111 y lámina 11. Soria 1988, p. 52.

Euprotogonia patagonica Ameghino, 1901, p. 375; 1904b, p. 76, Fig. 74, 135.

Notoprotogonia patagonica, Ameghino, 1904a, vol. 57, p. 336.

Protogonia (Euprotogonia) patagonica, Gaudry, 1904, p. 8, 12, fig. 2, 8.

Euprotogonia trigonalis Ameghino, 1901, p. 375; 1904b, p. 76, fig. 75, 76, 134, 180; 1906, p. 296, fig. 89, 91.

Notoprotogonia trigonalis, Ameghino, 1904a, vol. 57, p. 336.

Holotipo: MACN A-10687 M2 derecho aislado

Tipo del sinónimo: *Ernestokokenia trigonalis*, MACN 10688 M1 o 2 derecho.

Hipodigma: el tipo, MACN 10688, M1 o 2 derecho

Procedencia estratigráfica y Edad: No hay una procedencia estratigráfica segura para los materiales tipos; estos provendrían del miembro Gran Barranca de la Formación Sarmiento lo que se deduce de los datos aportados por Ameghino (1901). Esta especie se encuentra representada en la SALMA Casamayorensis, subedad Barranquense (Eoceno Medio).

Procedencia geográfica: Norte del Lago Colhue Huapi, Provincia de Chubut, Argentina Parte superior de los bancos casamayorenses (*vide* Ameghino).

Diagnosis: I?/? C?/? P?/? M3/3. Didolodóntidos de mediano tamaño, con molares superiores con cíngulo labial bien desarrollado y evidente; cíngulo lingual enmarcando la base del protocono; crista premetaconular y postparaconular presente; la crista

preparaconular entra en contacto con el precíngulo en el parastilo. Crista postmetaconular reducida y poco evidente.

Descripción: Los dos molares superiores asignados a esta especie presentan las mismas características diferenciales respecto a otras especies de *Ernestokokenia*, y se diferencian únicamente en el contorno, como ocurre comúnmente entre el primer y segundo molar, siendo el M2 más rectangular con el eje mayor labiolingual. La principal característica de los molares corresponde a la presencia de un robusto cíngulo lingual que se continúa desde el precíngulo posteriormente, rodeando la base del protocono y extendiéndose hasta la cara anterior del hipocono. El cíngulo lingual separa además el hipocono del protocono, extendiéndose entre estas cúspides. El precíngulo no se encuentra asociado a un protostilo tal como se observa en *Ernestokokenia nitidia*. El cíngulo labial es continuo y presenta una pequeña cúspide entre el paracono y el metacono, en la posición de un mesostilo. Sin embargo, la centrocrista no se proyecta labialmente hasta contactar a dicha cúspide, como ocurre en las especies referidas a *Didolodus*, donde el mesostilo es evidente y voluminoso. La preparacrista y la postmetacrista son gruesas y contactan al precíngulo y postcíngulo respectivamente. Los cónulos son más pequeños que el metacono y el paracono. La crista preparaconular es la más desarrollada y parece contactar al precíngulo en la zona del parastilo. La crista postparaconular está menos desarrollada y se proyecta labialmente a la base del paracono. No se observa crista premetaconular debido al desgaste mientras que la crista postmetaconular no se encuentra desarrollada, siendo redondeado el borde posterior del metacónulo. El protocono y el hipocono son cúspides grandes aunque algo más bajas que las labiales, y claramente separadas entre sí. El protocono se vincula con los cónulos a través de cortas pero evidentes preprotocrista y postprotocrista.

Observaciones y comentarios de *Ernestokokenia patagonica*

Ernestokokenia patagonica fue considerado por Simpson (1948) como una nueva combinación de *Euprotogonia patagonica* de Ameghino (1901). Este último consideró que a

nivel dental no es posible hallar diferencias genéricas entre el género *Euprotogonia*, del Eoceno de América del Norte, y las del Cretácico de Patagonia (*sic.*). La especie de referencia de Ameghino era, sin dudas, *Euprotogonia puericensis* Cope, (1888), la cual correspondía en realidad a una nueva combinación de *Tetraclaenodon* Scott, (1892). Las diferencias observables entre *Tetraclaenodon* (USNM 15192, USNM 15181, AMNH 15932, AMNH 16653) y *Phenacodus* (AMNH 15275, AMNH 4403, AMNH 4406, AMNH 15265, AMNH 15266, MACN 18808, USNM 406074, UM 94576, UM 94511) son del mismo tenor que las que pueden observarse entre *Ernestokokenia patagonica* y *Didolodus multicuspis*, respectivamente. En particular *Tetraclaenodon* recuerda a *Ernestokokenia* por la ausencia de mesostilo en los molares superiores (AMNH 16653). Sin embargo, Thewissen (1990) indica que puede estar presente como una muy pequeña cúspide. Esto explica las asignaciones de Ameghino a este género, quien incluso consideró a estas formas como Phenacodontidae. Ameghino (1904a) consideró a *Euprotogonia patagonica* como una especie de un nuevo género exclusivamente sudamericano, *Notoprotogonia*. Este último fue considerado por Simpson (1948) como sinónimo junior de *Ernestokokenia*.

Ernestokokenia trigonalis nueva combinación de *Notoprotogonia trigonalis*, (figura 6.VI.) es prácticamente idéntico al tipo de *E. patagonica* tal como destaca Simpson, (1948) quien la mantiene como una especie separada con dudas. Ameghino (1901) refirió un molar inferior a esta especie, el cual no fue encontrado en revisiones posteriores (Simpson, 1948; 1967). No existen mayores elementos para mantener esta especie como válida.

Los cuestionamientos sobre la validez de *Ernestokokenia* revisten particular importancia si se compara *E. patagonica* con *Asmithwoodwardia subtrigona*. En uno de los árboles más parsimoniosos recuperados a través del análisis filogenético, realizado con la técnica de pesos implicados (figura 5.c.I.), se observa una asociación directa entre estas especies, las cuales conforman un grupo monofilético independientemente del resto de las especies de *Ernestokokenia*. Estas similitudes se encuentran restringidas a la dentición superior, y los caracteres que más las vinculan tienen que ver con el desarrollo de las cristas del paracónulo y del metacónulo. Este carácter parece exclusivo de estas formas y de hecho se encuentra ausente, por ejemplo, en "*Asmithwoodwardia*" *scotti* (considerada aquí por éstas y otras diferencias como un género nuevo). Por el momento, no existen materiales que avalen una sinonimia. Sin embargo, existen entre las dos especies

mencionadas diferencias sustanciales que justificarían al menos una separación específica entre ambas formas. Además del mayor tamaño (más del doble), *E. patagonica* difiere fundamentalmente por el importante desarrollo del cóngulo lingual en la base del protocono. Este carácter se observa como un rasgo variable a nivel serial, estando presente en algunos M3 de *Protolipterna ellipsodontoides* pero no en los M1 o 2 del mismo maxilar (e.g. MCT 1392). Este no parece ser el caso si se compara el grosor del mismo. En este trabajo se adoptó un criterio conservador y se mantiene esta especie como válida con las observaciones realizadas, ya que ninguno de los materiales de *Asmithwoodwardia subtrigona* presenta cóngulo lingual, el cual parece ser un rasgo constante en *Ernestokokenia patagonica*.

***Ernestokokenia yirunhor* Simpson, 1935**

Lámina 7 y tabla de medidas (Anexo)

Ernestokokenia yirunhor Bond *et al.*, 1995, p. 52 tabla 2. Cifelli, 1983a, p. 7: fig. 1, p. 8 fig. 2, p.9. Muizon y Cifelli, 2000, p. 104 tabla 12, McKenna, 1956, p. 742. Pascual y Odreman Rivas, 1971, p. 376. Paula Couto, 1952a, p. 363, 365 fig. 32: 3-5; 1978, p. 211, 212. Soria, 1982a, p.7. Simpson, 1935a, p.7 figs. 5 y 6; 1935c, p.5, 12; 1948, p. 111, 112.; 1967a, p. 249.

Holotipo: AMNH 28539, fragmento mandibular derecho con m2-3.

Hipodigma: el material tipo. Los calcos estudiados de la Colección Feruglio MACN 11394: dos dientes aislados correspondientes a un m3 derecho y un M3 izquierdo aislados. En la literatura precedente, las citas de este material corresponden al calco AMNH 27896 (Simpson, 1948). MLP 90-II-5-23: m3 derecho. MLP 40-VI-20-4 m3.

Procedencia estratigráfica y Edad: Grupo Río Chico, Formación Las Flores y Formación Koluel Kaike. SALMAs Itaboraiense y Riochiquense (Paleoceno Tardío a Eoceno Temprano).

Procedencia geográfica: Todos los restos referidos a *Ernestokokenia yirunhor* proceden de localidades en la provincia de Chubut, Argentina. El material tipo proceden de Cañadón Hondo. Los restos referibles a esta especie de la Colección Feruglio provienen de Bajo de la Palangana al igual que MLP 40-VI-20-4. Al menos un resto MLP 90-II-5-23 proviene de la localidad de Las Flores.

Diagnosis: I?/? C?/? P?/? M3/3. Tamaño menor que cualquier otra especie de *Ernestokokenia* pero mayor que *Asmithwoodwardia subtrigona* (figura 6.VII. y 6.VIII.) Didolodóntidos con molares superiores con paracónulo y metacónulo de menor tamaño que el paracono y el metacono. El M3 difiere del de *Ernestokokenia nitida* por la ausencia de mesostilo, por ser un diente más angosto, y por la reducción del cíngulo labial. Carece de protostilo, pero presenta una cúspide sobre el postcíngulo próxima al hipocono.

Descripción: El único molar superior conocido, el M3, presenta contorno trapezoidal con el metacono más lingual que el paracono y de menor tamaño. El precíngulo es arqueado, levemente cóncavo distalmente, se proyecta desde la cara mesial del paracono, donde se ubica un reducido parastilo, hasta la base del protocono. Labialmente no se extiende más allá del extremo mesiolabial del paracono. El cíngulo labial se encuentra reducido. Los cónulos se ubican algo más mesiales que las cúspides labiales. El protocono y el paracono son las cúspides más voluminosas. El postcíngulo es más ancho que el precíngulo pero más corto en sentido labio-lingual. El hipocono es grande y se ubica levemente distolingual al protocono.

Los molares inferiores presentan un importante desgaste en todos los ejemplares, lo que dificulta la interpretación de las relaciones cuspidales. El m2 del material tipo presenta las cúspides del trigónido desgastadas.

El m3 mejor conservado corresponde al resto MLP 90-II-5-23. El precíngulo es robusto pero no se extiende lingual o labialmente sobre la base del trigónido. El trigónido presenta un protocónido voluminoso con una paracrístida alta y arqueada distalmente. La protocrístida es más baja y se encuentra levemente diferenciada de las paredes internas del protocónido y el metacónido. El metacónido se encuentra levemente desplazado

distalmente, pero no tanto como en el m2. La porción anterior del metacónido se encuentra rota, pero mesiolabial al sector cuspidal se observa una pequeña protuberancia que podría corresponder al paraconido. Sin embargo las superficies oclusales del resto de los materiales se encuentran desgastadas como para determinar su presencia. No obstante, el desgaste sobre el metacónido del material tipo, en particular en el m2, deja una figura de dentina amplia y de mayor tamaño que la observada en la posición del protocónido, por lo cual esto podría corresponder en efecto a un paracónido. Un resto considerado como *Ernestokokenia* cf. *yirunhor*, MLP 90-II-5-1103 (ver más adelante), presenta paracónido. De confirmarse la presencia de paracónido en *Ernestokokenia yirunhor*, sus diferencias con respecto a *Ernestokokenia nitida*, donde dicha cúspide esta ausente por fusión con el metacónido, serían importantes y la aproximaría a lo observado en *E. chaishoer* donde también se observa paracónido. Esta interpretación en la polaridad de los caracteres desde un estado primitivo con presencia de paracónido y un estado avanzado, con fusión y desaparición del paracónido, es consistente con la antigüedad de los taxones mencionados y su aparición en el registro fósil (figuras 7.c.I. y 7.c.II.)

El hipocónido es la cúspide más voluminosa del talónido, con una crístida oblicua robusta y sin mesocónido, se proyecta hacia el “postvallid” al punto más basal de la protocrístida. El hipoconúlido se encuentra desplazado distalmente y se vincula con el hipocónido a través de una corta hipocrístida. La postcrístida desciende desde el hipoconúlido pero no contacta al entocónido sino que se proyecta lingualmente por detrás de esta cúspide. El hipoconúlido y el entocónido apenas contactan sus bases, obliterando parcialmente la cuenca del talónido. El entocónido, la menor de las cúspides del talónido, no se continúa mesialmente en una entocrístida pero no desciende mesialmente de manera abrupta. Lingualmente, entre el hipoconúlido y el hipocónido, existe un pequeño reborde o relicto de cingúlido labial, muy corto pero ancho. La cuenca del talónido no es muy amplia y se abre lingualmente entre el entocónido y la cara distal del metacónido.

Observaciones y comentarios de *Ernestokokenia yirunhor*

Simpson (1948) comparó directamente este taxón con *Asmithwoodwardia*⁵ y con *Archaeohyracotherium*⁶ e indicó que estas formas se encontraban separadas por los caracteres más triviales; sin embargo, los mantuvo como géneros separados, sólo porque los materiales tipos eran distintos. Los más completos materiales aquí descriptos de *Asmithwoodwardia subtrigona* permiten efectivamente separar *Ernestokokenia yirunhor* sobre la base de caracteres discretos, tales como el desarrollo de las cristas conulares en el primero, o el mayor tamaño del hipocono en el segundo. Además, como se explicó precedentemente las mayores similitudes con independencia del tamaño, se encuentran entre *Ernestokokenia patagonica* y *Asmithwoodwardia subtrigona*.

Ernestokokenia cf. yirunhor

Lámina 7

Materiales considerados: MLP 86-V-6-2: m1? Izquierdo; MLP 90-II-5-1101: M2 izquierdo, MLP 90-II-5-1102: M3 izquierdo, MLP 90-II-5-1103: m2 izquierdo

Procedencia, observaciones y comentarios: El resto MLP 86-V-6-2 proviene de Antofagasta de La Sierra, en la Provincia de Catamarca, Argentina. De los niveles medios de la Formación Geste, del grupo Pastos Grandes (Alonso y Fielding, 1986) y fueron referidos a la Edad Mustersense en función de su contenido faunístico (López, 1997). Este registro extiende geográfica y temporalmente la distribución de *Ernestokokenia*. El resto de los especímenes provienen del yacimiento de Las Flores, en la Provincia de Chubut, y correspondientes al Itaboraiense (Bond *et al.*, 1995).

El m2 (MLP 90-II-5-1103) se aleja algo en tamaño de las formas referidas a *E. yirunhor* (figura 6.VII.), pero conserva las características generales de estas formas y parece más comparable a esta especie que a cualquier otra. Entre los rasgos más sobresalientes se observa en el trigónido un pequeño paracónido íntimamente asociado a la cara mesiolabial del metacónido. Esto concuerda con las inferencias realizadas sobre la

⁵ Específicamente se refiere a *Asmithwoodwardia subtrigona*.

⁶ Aquí considerado como un P4 de *Asmithwoodwardia cf. subtrigona*.

probable presencia de esta cúspide en *Ernestokokenia yirunhor*, a diferencia de la más moderna *Ernestokokenia nitida*.

El M3 (MLP 90-II-5-1102) es algo menor en tamaño que el M3 de la Colección Feruglio descrito precedentemente, pero por sus características generales no puede compararse con otro taxón. Entre los rasgos más distintivos se observa un reducido tamaño del metacono, incluso para la usual reducción de esta cúspide en los M3s. El precíngulo se encuentra desgastado pero parece haberse extendido desde la base del protocono hasta el sector mesiolabial del paracono donde se encuentra separado del paracono por un surco importante. No es posible determinar la presencia del parastilo pero seguramente esta cúspide interrumpía el precíngulo por delante del paracono, como se observa en otras formas. Los cónulos son de pequeño tamaño y parecen más próximos a las bases del paracono y el metacono que a la del protocono. La morfología de la crista postmetaconular es marcadamente peculiar, es corta y no contacta el postcíngulo. El hipocono es más bajo que el protocono y se encuentra separado de esta última cúspide, no hay desarrollo de entocrista.

El M2 (MLP 90-II-5-1101) presenta algunos caracteres diferenciales como la presencia de un pequeño protostilo que interrumpe el trayecto del precíngulo, y lingualmente se continúa hasta la base del protocono. En el extremo labial, el precíngulo remata en un parastilo voluminoso ubicado mesiolabial al paracono y unido a este último por una corta preparacrista levemente proyectada labialmente. No se observa cíngulo labial alrededor del paracono y se encuentra muy reducido a nivel del metacono, siendo más evidente entre estas cúspides. El hipocono es grande y voluminoso pero más bajo y claramente separado del protocono. No existe desarrollo de entocrista, ni cristas conulares internas. El metacónulo es acentuadamente más pequeño que el paracónulo. Su ápice se diferencia de la postprotocrista y la crista postmetaconular que forman una afilada línea recta, pero sin contactar al postcíngulo. De todos los restos comparables con *Ernestokokenia yirunhor*, éste parece sin dudas el que presenta los rasgos cualitativos que más lo alejan de este taxón. Sin embargo, dado el escaso conocimiento del mismo, no existen elementos para erigir un nuevo taxón, ni referirlo a alguna otra de las especies analizadas.

***Ernestokokenia chaishoer* Simpson, 1935**

Lámina 7 y tabla de medidas (Anexo)

Ernestokokenia chaishoer Bond *et al.*, 1995, p. 52 tabla 1. Cifelli, 1983a, p.6; 1985, p. 7, 22. Paula Couto 1952a, p. 362, 1978, p. 211, 212. Pascual y Odreman Rivas, 1971, p. 376. Soria, 1982a, p.7. Simpson, 1935a, p. 12, 20; 1935b, p.8 fig. 7; 1948, p. 112 fig. 34.

Holotipo: CF (calcos AMNH 27892a y MACN 11398) M2? derecho aislado.

Hipodigma: el tipo, CF (calcos AMNH 27892b y MACN 11398), un m2 derecho aislado. PVL 213: M2? Izquierdo. MLP 90-II-5-1100: M2 izquierdo.

Procedencia estratigráfica y Edad: Formación Las Flores y Formación Sarmiento. SALMAs Itaboraiense y Casamayorenses, subedad Vaquense. La falta de registro en el Riochiquense puede ser producto de un problema de muestreo (ver 8.c. Distribución temporal y consideraciones paleobiogeográficas y figura 7.c.III.)

Procedencia geográfica: Todos los materiales fueron colectados en la provincia de Chubut, Argentina. Los materiales de la colección Feruglio, así como el PVL, provienen de Cañadón Vaca, considerada por Simpson (1967b) próxima a la localidad denominada "Oeste de Río Chico" por Carlos Ameghino. El material MLP proviene de Las Flores.

Diagnosis: I?/? C?/? P?/? M3/3. Con M2 algo mayor que *E. patagonica* pero sin vestigios de cíngulo labial rodeando la base del protocono o el hipocono. Cíngulo labial bien marcado en la base del paracono y metacono. Los molares inferiores se diferencian de otras especies de *Ernestokokenia* por el desarrollo de paracónido.

Descripción: Los molares superiores presentan un contorno cuadrangular. El paracono es solo levemente mayor que el metacono. El protocono y el hipocono son voluminosos pero más bajos que las cúspides labiales. El precíngulo es corto con protostilo ubicado mesiolingual al paracónulo y mesiolabial al protocono. El cíngulo labial se encuentra adelgazado a la altura del paracono. El precíngulo es algo más corto que el postcíngulo, y recto. Un protostilo bajo y redondeado interrumpe la continuidad del precíngulo, el cual termina en la base mesial al protocono. En el extremo labial, el precíngulo asciende hasta el ápice de un pequeño parastilo ubicado anterior al paracono, y se continúa mesiolabial al paracono por un breve trayecto. El paracónulo y el metacónulo contactan labialmente las bases del paracono y del metacono respectivamente. Las crestas internas de los cónulos se encuentran reducidas. La cresta preparaconular es corta y se proyecta hacia la posición del parastilo, pero sin contactarlo o sin contactar al precíngulo. La cresta postmetaconular no se encuentra desarrollada. El protocono se vincula con los cónulos a través de una preprotocrista y una postprotocrista bien desarrollada. El hipocono es tan voluminoso como el protocono pero algo más bajo. Al menos en el material tipo el hipocono se contacta con la cara distolabial del protocono a través de una corta entocrista y existe una cúspide accesoria sobre el postcíngulo distolabial al hipocono. Estos últimos caracteres no están presentes en el material MLP 90-II-5-1100, pero si en PVL 213.

Lo poco que se conoce de la dentición inferior corresponde a un m2 atribuido por Simpson (1935a) a esta especie, quien lo comparó con *Didolodus minor* por ciertos caracteres como la presencia de un centrocónido. Entre los rasgos más destacables, la presencia de paracónido contrasta con la desaparición de esta cúspide en *Ernestokokenia nitida*. El molar inferior presenta el paracónido algo más labial que el metacónido pero adosado a su base. El protocónido es grande y voluminoso y proyecta una paracristida arqueada distalmente como en el resto de los didolodóntidos pero con un tramo labiolingual recto más extenso. El precingúlido se extiende en una corta extensión rodeando la base del protocónido pero no en el sector lingual. No se observan cingúlidos laterales desarrollados. El postcingúlido se extiende labiolingualmente sin interrumpirse distalmente al hipoconúlido. La cúspide de mayor tamaño del talónido es el hipoconúlido, el cual mesialmente proyecta una cristida oblicua que contacta en el margen distolingual del metacónido y porta un débil centrocónido. Posteriormente, el hipocónido se encuentra separado del hipoconúlido y no

se observa desarrollo de hipocrístida, sino que ambas cúspides se encuentran claramente separadas.

Observaciones y comentarios sobre *Ernestokokenia chaishoer*

Simpson (1948) destaca las similitudes del molar inferior de la Colección Feruglio con los molares inferiores de *Didolodus multicuspis*, fundamentalmente en lo referente a la presencia de una pequeña cúspide sobre la crístida oblicua. Sin embargo, debido a que el material tipo y el molar inferior provienen del mismo horizonte y en efecto ocluyen bien, los remite al mismo taxón. Agrega, además, que es poco probable que *Ernestokokenia chaishoer* y la más pequeña *Ernestokokenia yirunhor* correspondan en efecto al mismo género, pero considera conservarlo debido al escaso material de colecciones. Actualmente no existe un mayor número de materiales que permita contrastar esta hipótesis, pero cabe destacar que tampoco aparecen elementos de conflicto en el análisis filogenético; de hecho la especie más conflictiva es en realidad *Ernestokokenia patagonica*. Es muy probable que esto se deba exclusivamente a un sesgo en el análisis, debido a la ausencia de caracteres aportados por la dentición inferior.

***Asmithwoodwardia* Ameghino, 1901**

Asmithwoodwardia Ameghino, 1901, p. 379; 1902b, p.23; 1906, p.467. Bonaparte *et al.*, 1993, p. 33, 34. Bonaparte y Morales 1997, p. 268, 269. Carrol, 1988, p. 549, 639. Cifelli, 1983a, p. 3, 7, 27, 28; 1993, p. 200. Cifelli y Villaroel, 1997, p. 283. Friant, 1967, p. 137. Gelfo, 2004a, p. 478, 480, 481 tabla 1, 482. Gelfo y Tejedor, 2004, p.48R. Gheerbrant *et al.*, 2001, p. 113. Horovitz, 2005, p. 63-64. Lavocat, 1958, p. 20-21. McKenna y Bell, 1997 p. 738-742. Muizon y Cifelli, 2000, p. 50, 54, 70, 74, 75, 76, 90, 91, 97, 98, 114-117, 121-123, 125, 127-131, 136, 137, 141 tabla 16, 142 fig. A, b, c, d, Pascual, 1965, p. 60. Simpson, 1935b, p. 7; 1945, p. 124; 1948, p. 97, 98 109-111, 147. Soria, 2001, p. 18, 135. Thenius, 1988, p. 300. Van Valen, 1978, p. 58, 65 fig. 4; 1988, p. 12, 36. No en el sentido de Cifelli, 1983a, p. 8, 9, 14, 37, 38, 42; Paula Couto, 1952a, p. 361, 364, 366, 384; 1978, p. 213, 215

Asmithwoodwardi Loomis, 1921, p. 191. (error tipografico)

Archaeohyracotherium, Ameghino, 1906 p. 307, 467. Romer, 1967, p. 385.

Holotipo: *Asmithwoodwardia subtrigona* Ameghino, 1901

Procedencia : El género *Asmithwoodwardia*, en la concepción brindada en este trabajo, se encuentra en las SALMAs Peligrense, ?Itaboraiense, ?Riochiquense y Casamayorenses, constituyendo uno de los taxones más longevos del registro.

Diagnosis: I?/? C?/? P4/4 M3/3. Didolodóntido de menor tamaño. P4 con metacónulo bien desarrollado. Con molares superiores con crista premetaconular y postparaconular bien desarrollada y de dirección marcadamente labial, hacia la base del metacono y el paracono, respectivamente; la crista premetaconular se proyecta entre el parastilo y el paracono, mientras que la crista postmetaconular se relaciona con el postcúngulo en dirección labial. Las cristas del paracónulo y el metacónulo enmarcan una depresión que se ubica entre los cónulos y el paracono y el metacono respectivamente. El p4 sin precingúlido desarrollado, con metacónido más pequeño que el protocónido y de ubicación lingual a esta última cúspide; talónido bien desarrollado y abierto lingualmente. El entocónido es mayor que el hipoconúlido en el m1 y 2, y subigual a esta cúspide en el m3. Con entocrístida desarrollada en los molares y m3 sin hipocrístida desarrollada.

Observaciones y comentarios del género *Asmithwoodwardia*

La diagnosis aquí presentada refleja fundamentalmente las sinapomorfías obtenidas en los análisis; no obstante es importante mencionar que Simpson (1948), en su diagnosis del género destaca, además, la ausencia de mesostilo, el escaso desarrollo de las cúspides accesorias, el cóngulo labial interrumpido a la altura del paracono, la presencia de un pequeño hipocono y el pequeño tamaño de este género (figuras 6.XII. y 6.XIII.)

Este taxón reviste particular importancia por su extensión temporal a pesar de la paradójica escasez de materiales conocidos. Las similitudes con *Ernestokokenia* son muy importantes (Simpson, 1948), y esto ha motivado que numerosos autores consideraran a *Ernestokokenia* como sinónimo junior de *Asmithwoodwardia* (McKenna, 1956 ; Van Valen,

1978; McKenna y Bell, 1997) opinión que no ha sido consensuada (Cifelli, 1983a; 1993; Muizon y Cifelli, 2000; Soria, 2001) y, como se ha alarado en repetidas oportunidades, no se sigue en este trabajo. Tal como se refleja de las diagnosis respectivas, existen importantes elementos para diferenciar las especies tipo que fundamentan los géneros *Ernestokokenia nitida* y *Asmithwoodwardia subtrigona*. Por ejemplo, el desarrollo de las cristas conulares en esta última y su proyección labial en *A. subtrigona*. Sin embargo, las similitudes son mayores al comparar *Asmithwoodwardia subtrigona* con *Ernestokokenia patagonica*. Si bien es importante ser conscientes que ponderar las diferencias y dilucidar si las mismas son de tenor específico o genérico parece una cuestión totalmente arbitraria, en particular en el marco paleontológico (ver, por ejemplo: Simpson, 1943; Reig, 1980; Pascual, 1995) la falta de un conocimiento profundo de la morfología dentaria de *E. patagonica* permite justificar una actitud conservadora y mantener con las reservas del caso esta especie en el género *Ernestokokenia*.

Por otra parte, un conocimiento más acabado de la dentición de *A. subtrigona* ha permitido en este trabajo establecer diferencias fundamentales con otra especie descripta para este género: *A. scotti* (Paula Couto, 1952a). Esta última se presenta, por consiguiente, como un nuevo género que se diferencia de *Asmithwoodwardia* por la ausencia de protostilo sobre el precíngulo, el contorno más redondeado del postcíngulo en el M3 y el marcado acortamiento mesiodistal de este molar. Además, la crista preparaconular apunta hacia el parastilo pero no se vincula con el precíngulo constituyendo estructuras independientes. Por el contrario, en *A. subtrigona* la crista preparaconular se proyecta entre el parastilo y el paracono, y se observa además un desarrollo de la crista postparaconular que se contacta con la base del paracono. Una diferencia más sustancial radica en el importante grado de molarización del P4 en *A. subtrigona* con paracono y metacono bien diferenciados y con un importante grado de separación, mientras que en *A. scotti* si bien el diente es de contorno cuadrangular, el paracono es la cúspide principal y el metacono se encuentra adosado y con su base totalmente fusionada a la cara posterior de de esta cúspide. Si bien existen importantes diferencias en las medidas de los M3, el tamaño general de los dos taxones no es sustancialmente distinto (figura 6.XI.). Esto sin dudas, y considerando los escasos restos conocidos hasta ahora para *A. subtrigona*, ha motivado la ubicación de estas formas en un mismo taxón genérico.

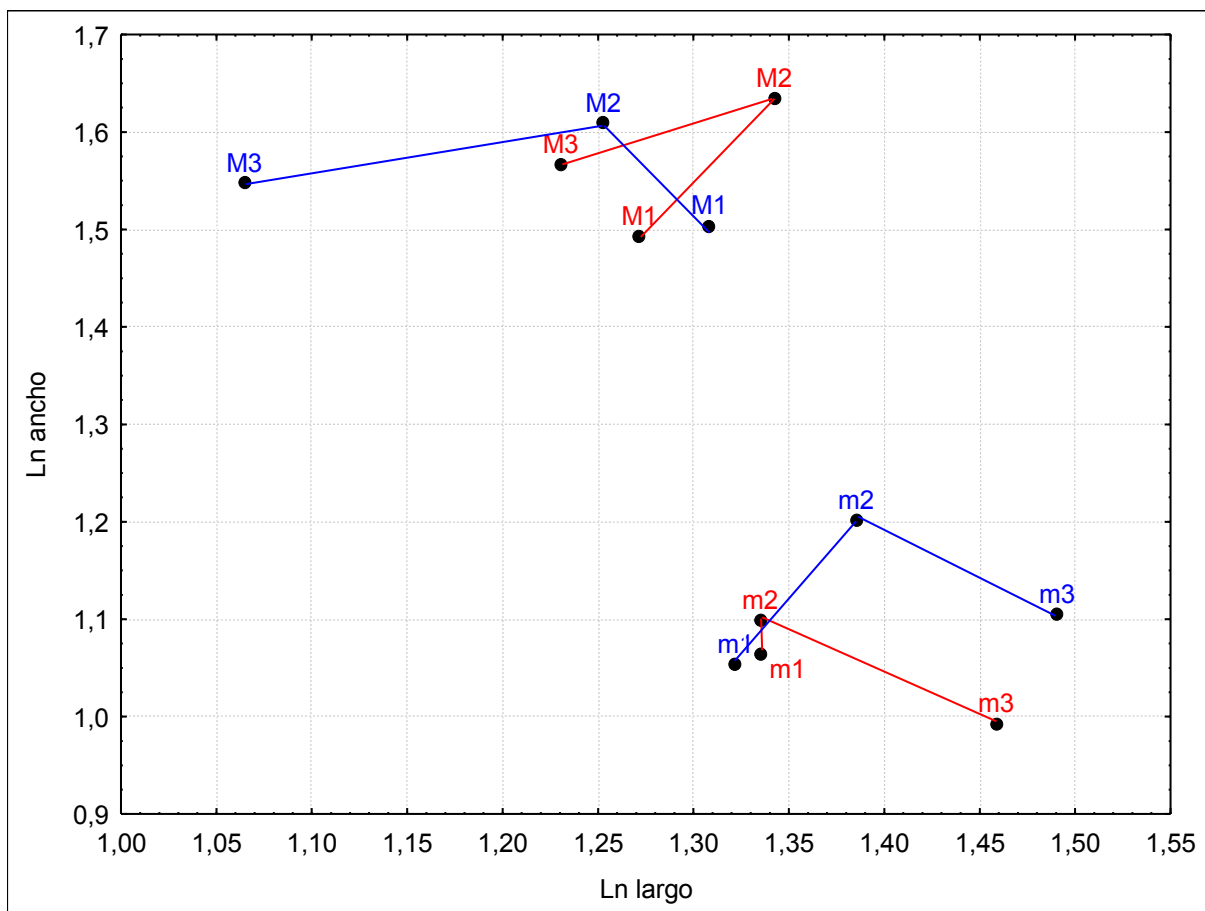


Figura 6.XI.: Comparación de las medias de las medidas de los molares superiores e inferiores de *Asmithwoodwardia subtrigona* y "*Asmithwoodwardia*" *scotti*), representado por MCT 358. Todos los valores expresados en el Ln del ancho y el largo. En los molares inferiores, el ancho corresponde al promedio entre el ancho del talónido y el trigónido.

El género *Asmithwoodwardia* fue considerado por Paula Couto (1952a) como vinculado a los clados condilartroideos del Hemisferio Norte, y referido a los Hyopsodontidae luego de compararlo específicamente con *Hyopsodus lepidus*. Posteriormente modificó su postura y lo considera como un Didolodontidae por sus similitudes con *Ernestokokenia* (Paula Couto, 1978a).

Cifelli (1983a p.:7) menciona “...*additional undescribed cheek teeth probably pertaining to this genus are known from the Riochican of Patagonia.*” Sin embargo estos materiales no fueron posteriormente descritos y, de pertenecer a alguna colección mayor -probablemente alguna de las realizadas por Simpson- no ha podido ser localizada (Cifelli, comunicación personal) ni fue mencionada en trabajos posteriores. Probablemente, estos restos se refieran a la colección de Las Flores con repositorio en MLP.

***Asmithwoodwardia subtrigona* Ameghino, 1901**

Lámina 8 y tabla de medidas (Anexo)

Asmithwoodwardia subtrigona Ameghino, 1901, p. 379; 1902b, p.23, fig. 7; 1904b, p. 66, figs, 62, 109, 262, 330; 1904d, p. 68, fig. 58; 1906, p. 293. Cifelli, 1985 p. 4 tabla 1, 18 tabla 5. Muizon y Cifelli, 2000, p. 121, 136. Pascual y Odreman Rivas, 1971, p. 378. Paula Couto, 1952a, p. 384, láminas 33 y 34; 1978, p. 213, 214; 1979, p. 355, 360, 361. Simpson, 1948, p. 109, 110 fig. 30, lámina 11; 1967a, p. 249. Soria, 1988, p. 52; 2001 p. 358

Asmithwoodwardia subtrigonia Gelfo, 2004a, p. 481. Gelfo y Tejedor, 2004, p.48R [error tipografico]

Prohyracotherium mediale Ameghino, 1902a, p. 16

Archaeohyracotherium mediale Ameghino, 1906, p. 306 fig. 113. Simpson, 1948, p. 112, 113

Sintipo: MACN 10723, M3 izquierdo, m1 izquierdo.

Lectotipo: MACN 10723, M3 izquierdo

Hipodigma: el material tipo y AMNH 28469: M2? Izquierdo; LIEB-PV 1616: p4 izquierdo; LIEB-PV 1614: fragmento mandibular derecho con p4-m2; LIEB-PV 1617: m1 derecho; LIEB-PV 1619: m1 derecho; LIEB-PV 1621: m1 derecho; LIEB-PV 1623: fragmento de m2 derecho con el talónido completo y la porción distal del trigónido; LIEB-PV 1615: fragmento mandibular derecho con m2?; LIEB-PV 1613: m2 izquierdo; LIEB-PV 1618: m2 izquierdo; LIEB-PV 1620: m3 derecho; LIEB-PV 1622: m3 izquierdo; LIEB-PV 1624: m3 izquierdo; LIEB-PV 1625: m3 izquierdo; LIEB-PV 1635: fragmento mandibular derecho con el m3; LIEB-PV 1628: M1 derecho; LIEB-PV 1633: fragmento mesial de M1? izquierdo; LIEB-PV 1631: fragmento de M1? derecho con la porción distal del diente; LIEB-PV 1626: M2 derecho; LIEB-PV 1627: M2 izquierdo; LIEB-PV 1630: M2 izquierdo; LIEB-PV 1632: M2 izquierdo; LIEB-PV 1634: M2 izquierdo. LIEB-PV 1629: M3 izquierdo; MLP 66-V-12-2005: fragmento de maxilar derecho con la porción distolabial del P4, la porción labial del M1, y los M2-3; LIEB-PV 1636: M2 derecho; LIEB-PV 1637: dP4? izquierdo; LIEB-PV 1638: fragmento de M1? derecho; LIEB-PV 1639: fragmento de M1 izquierdo partido lingualmente.

Procedencia estratigráfica y Edad: Ameghino (1901) brinda como único dato de procedencia de los restos por él descriptos "*Capas con Notostylops*", por lo que éstos deben provenir de la Formación Sarmiento, referibles al Casamayorens subedad Barranquense. El espécimen referido por Simpson (1948) proviene del Cañadón Vaca, SALMA Casamayorens, subedad Vaquense (Eoceno Medio). Además de las tobas basales de la Formación Huancache, en la localidad denominada Laguna Fría, se colectaron: LIEB-PV 1636; LIEB-PV 1637; LIEB-PV 1638; LIEB-PV 1639 y MLP 66-V-12-2005; mientras que el resto de los materiales con repositorio LIEB-PV provienen de la vecina localidad de La Barda, también de las tobas basales de la Formación Huancache. Estos restos representarían una SALMA post Riochiquense y pre Barranquense (Tejedor *et al.*, en preparación).

Procedencia geográfica: Todos los materiales proceden de localidades de la Provincia de Chubut. Los materiales tipo probablemente provienen de la Gran Barranca. AMNH con

certeza proviene de Cañadón Vaca, mientras que el resto de los materiales MLP y LIEB-PV provienen del área de Paso del Sapo, al NW de la provincia de Chubut.

Diagnosis: la misma que para el género por ser monotípico.

Descripción: De lo que se conserva del P4 puede observarse que es un diente altamente molarizado; la cara distal del paracono se encuentra bien separada de la mesial del metacono. La separación de las cúspides labiales no es tan acusada como la de los molares, pero considerablemente mayor a la que se observa en los P4 de otros didolodóntidos, con excepción del P4 de *Salladolodus*, del cual se diferencia claramente por el menor tamaño y el mayor desarrollo del metacónulo. La cara mesial, así como la lingual, se encuentran rotas, lo que dificulta la interpretación de las relaciones cuspidales. El protocono parece haber sido la única cúspide lingual debido a que el extremo más lingual del postcángulo no asciende apicalmente como en los molares en los cuales se asocia al hipocono. El metacónulo se ubica algo más mesial que el metacono, como se observa en los molares. Presenta cortas cristas premetaconular y postmetaconular que contactan la cara lingual del metacono. La postprotocrista está bien marcada y vincula el metacónulo con el ápice del protocono. La postmetacrista es recta y se proyecta distalmente, pero el sector donde se ubicaría el metastilo se encuentra deteriorado y no puede constatar su presencia. Si bien el cingulo labial no está desarrollado sobre la base del metacono, un robusto pero corto cingulo distolabial al metacono se contacta con la postmetacrista, y debió contactar con el postcángulo, tal como ocurre en los molares.

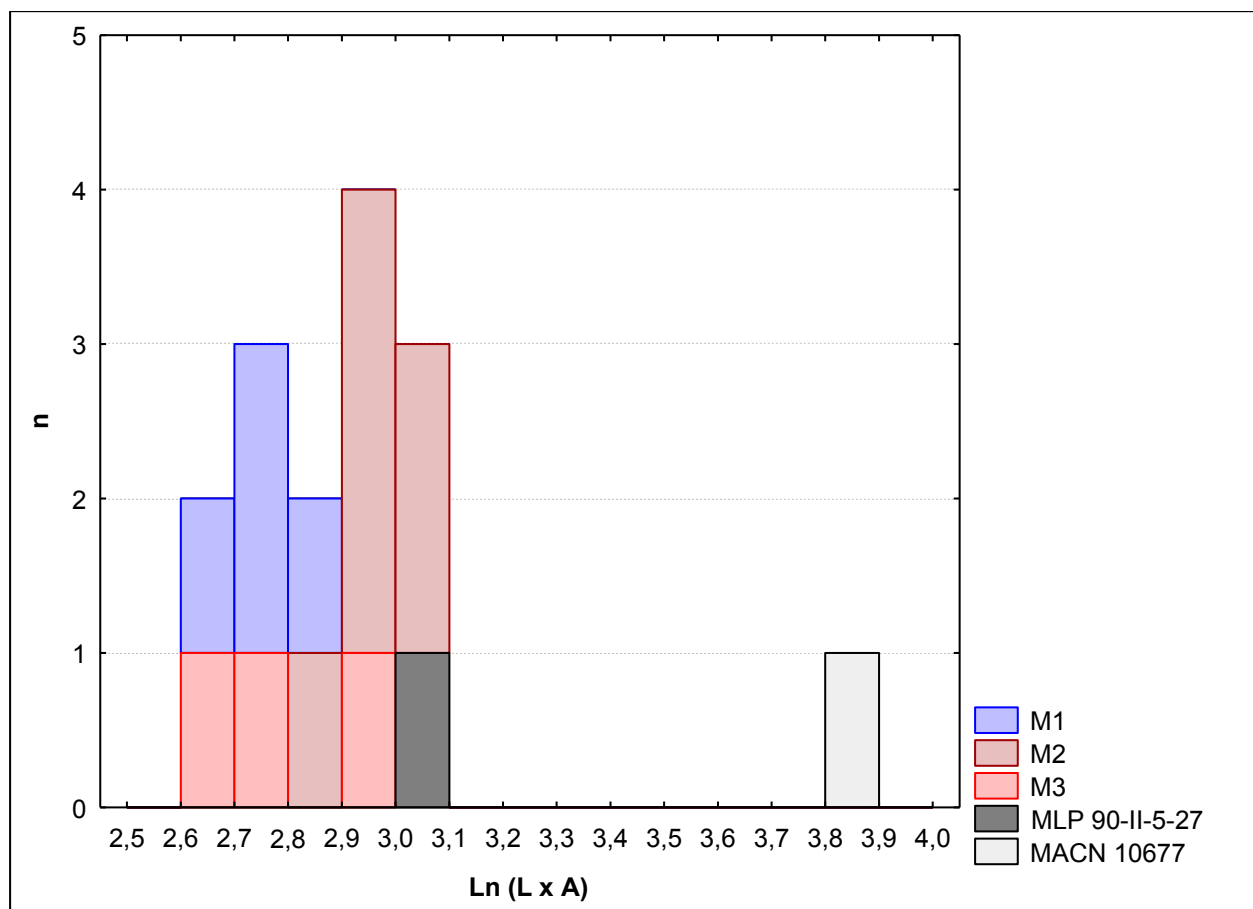
Los dos primeros molares difieren fundamentalmente en las proporciones de tamaño, siendo la morfología y disposición de sus cúspides muy similares (figura 6.XII.) El M2 es un diente algo mayor tanto mesiodistal como labiolingualmente, con el paracono más voluminoso que el metacono y levemente desplazado labialmente respecto al metacono. El resto de la morfología no difiere sustancialmente. El precángulo está bien desarrollado, extendiéndose desde un pequeño parastilo hasta el margen mesial del protocono. A diferencia del postcángulo, que se eleva hacia el ápice del hipocono, el precángulo termina en la base del protocono. Una pequeña protuberancia sobre el precángulo ubicada mesiolingual al paracónulo recuerda la cúspide cingular presente en formas de mayor

tamaño, como en las especies de *Didolodus*. El parastilo es la cúspide más pequeña pero evidente en determinados restos con escaso desgaste. El cíngulo labial no se encuentra desarrollado en MLP 66-V-12-2004 donde un débil reborde se diferencia de la base del paracono y del metacono. Sin embargo, en otros especímenes de mayor tamaño, como por ejemplo LIEB-PV 1634 el cíngulo labial parece estar presente y ser continuo. La centrocrista se encuentra levemente arqueada labialmente pero no existe mesostilo. En particular, la centrocrista de LIEB-PV 1627, un M2 izquierdo, presenta una pequeña cúspide asociada a la centrocrista, pero la misma no se aparece vinculada al cíngulo labial. La preparacrista es corta y abrupta, pero más conspicua que la postmetacrista.

El paracónulo y el metacónulo son algo más mesiales respecto al paracono y al metacono, respectivamente. A diferencia de otros didolodóntidos, las cristas conulares internas se encuentran bien desarrolladas pero no obliteran la profunda cuenca del trígono por su dirección predominantemente labial. La crista preparaconular se proyecta entre el parastilo y el paracono, y la crista postparaconular hacia la cara distal del paracono, de modo que las cristas del paracónulo enmarcan una pequeña cuenca que separa esta última cúspide del paracono. De igual modo, la crista premetaconular y la postmetaconular delimitan esta cuenca sobre la base lingual del metacono. El protocono es una cúspide voluminosa, algo más baja que el paracono pero claramente mayor que el hipocono. Se vincula con el paracónulo a través de una preprotocrista que desciende prácticamente hasta la base del paracónulo, así como con el metacónulo a través de una postprotocrista. El hipocono presenta su ápice levemente más lingual que el del protocono y se encuentra separado de ésta por un importante entoflexo. La entocrista se contacta con la postprotocrista y no directamente con el protocono. El postcíngulo asciende hacia el ápice del hipocono desde el borde distal de esta cúspide.

El M3 es más pequeño que el M2 y difiere levemente en su contorno respecto a los molares precedentes, por ser más redondeado y con el postcíngulo labiolingualmente mucho más corto que el precíngulo. El paracono y el protocono son las cúspides más voluminosas, siendo la primera de éstas algo más alta. El metacono es más labial y de menor tamaño que el paracono. La postmetacrista, centrocrista y preparacrista se encuentran bien marcadas. Esta última contacta con el parastilo al igual que el precíngulo. Al igual que en los molares precedentes, el precíngulo desciende desde el parastilo hasta

un punto mesial al paracónulo y luego asciende hasta la cúspide cingular anterior, describiendo un arco; luego desciende nuevamente pero de modo más abrupto en sentido



lingual hasta el margen mesial del protocono. El precíngulo desciende también en sentido labial desde el parastilo perdiéndose en la base del paracono. El cingulo labial no está bien marcado basalmente al paracono y el metacono, pero se observa un reborde más grueso entre estas cúspides. El postcingulo, más corto que el precíngulo, se eleva distal al protocono en un hipocono menos evidente que en los molares precedentes.

Figura 6.XII.: Tamaño de la dentición superior de *Asmithwoodwardia subtrigona* expresada en mm². Además, *A. cf. subtrigona* (MLP 90-II-5-27 y MACN 10677). En el eje X el Ln del área oclusal, y en el eje Y el número de materiales medidos.

El p4 presenta un importante grado de molarización; el protocónido es la cúspide principal, grande, robusta y de aspecto lanceolada. Una paracrístida robusta se proyecta mesialmente hasta un diminuto paracónido. El metacónido es una cúspide grande, mayor que el paracónido, algo menor que el protocónido, y ubicada muy próxima y distolingual a esta última. No existe metacrístida, por lo que el trigónido queda abierto lingualmente. El precingúlido es pequeño y más evidente en el sector labial del trigónido. Si bien el talónido es corto distalmente, presenta las cúspides bien diferenciadas. El hipocónido es la mayor de éstas y se contacta con el metacónido a través de una importante crístida oblicua. El hipoconúlido es la cúspide más distal y de menor tamaño. El entocónido se ubica mesiolingual al hipoconúlido. El talónido se encuentra cerrado distalmente por la continuidad de la hipocrístida y la postcrístida, pero se abre lingualmente por ausencia de entocrístida y por la importante separación entre el entocónido y el "postvallid".

El m1 presenta un trigónido más corto mesiodistalmente que el talónido. El precingúlido es amplio pero no se extiende por los bordes labial y lingual del trigónido. La cúspide más voluminosa del trigónido es el metacónido, ubicada distal respecto del protocónido. La presencia de paracónido parece ser bastante variable entre los materiales estudiados. En la mayor parte de los especímenes examinados, esta cúspide constituye una pequeña protuberancia en la cara mesial del metacónido, tan íntimamente asociada a esta última que no se diferencia metacrístida entre ambas. De existir desgaste, el paracónido desaparece pudiendo quedar insinuado por la extensión mesial de la figura de dentina del metacónido. La paracrístida se extiende desde el protocónido, arqueándose posteriormente hasta el sector mesial del paracónido, o en el caso de que el desgaste sea pronunciado al metacónido. La protocrístida es algo más corta que la paracrístida. El talónido es levemente más ancho que el trigónido, siendo el hipocónido la cúspide más voluminosa. La crístida oblicua se proyecta hacia la cara labial del metacónido, observándose en algunos casos un pequeño mesocónido (LIEB-PV 1614, LIEB-PV 1617) que nunca es tan voluminoso como en *Didolodus multicuspis*, donde constituye una cúspide con amplio desarrollo, ni constante en todos los especímenes. El hipoconúlido es de posición distal pero más próximo al entocónido que al hipocónido. Es algo más pequeño que el entocónido pero, al igual que éste, constituye una cúspide bien definida y de contorno circular. La entocrístida es muy corta y no contacta la cara distal del trigónido, por

lo que la cuenca del talónido se mantiene abierta lingualmente. No existe postcrístida, razón por la cual el hipoconúlido y el entocónido se encuentran separados por un surco profundo. La hipocrístida es extensa y cierra la cuenca del talónido mesiolingual al hipoconúlido. El postcingúlido es grueso y se extiende lingualmente desde el hipoconúlido hacia la porción distal de la base del hipocónido.

El m2 es similar en cuanto a la distribución y el arreglo de las cúspides del m1. Varía fundamentalmente por ser un diente de mayor tamaño. El m3 sí muestra mayores diferencias. A diferencia de los molares precedentes, el trigónido es proporcionalmente mucho más corto y el paracónido no está presente. La paracrístida es mucho más corta y muy basal en su porción más mesial. El metacónido es más voluminoso y alto que el protocónido. El precingúlido constituye la porción más ancha del m3, pero no se proyecta labial o lingualmente sobre la base del trigónido. El talónido es algo más largo que el de los molares más anteriores pero más angosto, con el hipoconúlido muy desplazado posteriormente pero todavía más próximo al entocónido que al hipocónido. Una débil postcrístida desciende desde el hipoconúlido hacia el margen distal del entocónido, del que se encuentra separado por un surco profundo. En algunos materiales, por ejemplo en LIEB-PV 1620, la postcrístida es más extensa y desciende por la base distolingual del entocónido. La hipocrístida es robusta y contacta el ápice del hipoconúlido con el hipocónido. Basal a la hipocrístida puede observarse un breve cingúlido labial, más o menos desarrollado según los ejemplares. No existe postcingúlido. Una breve entocrístida se proyecta mesialmente, con excepción de LIEB-PV 1624, donde la misma es más extensa y prácticamente contacta el margen distal del trigónido cerrando la cuenca del talónido lingualmente, y en LIEB-PV 1623, donde no se observa entocrístida pero sí una pequeña cúspide mesial al entocónido. La crístida oblicua contacta, en todos los casos, el hipocónido con el margen labial del metacónido.

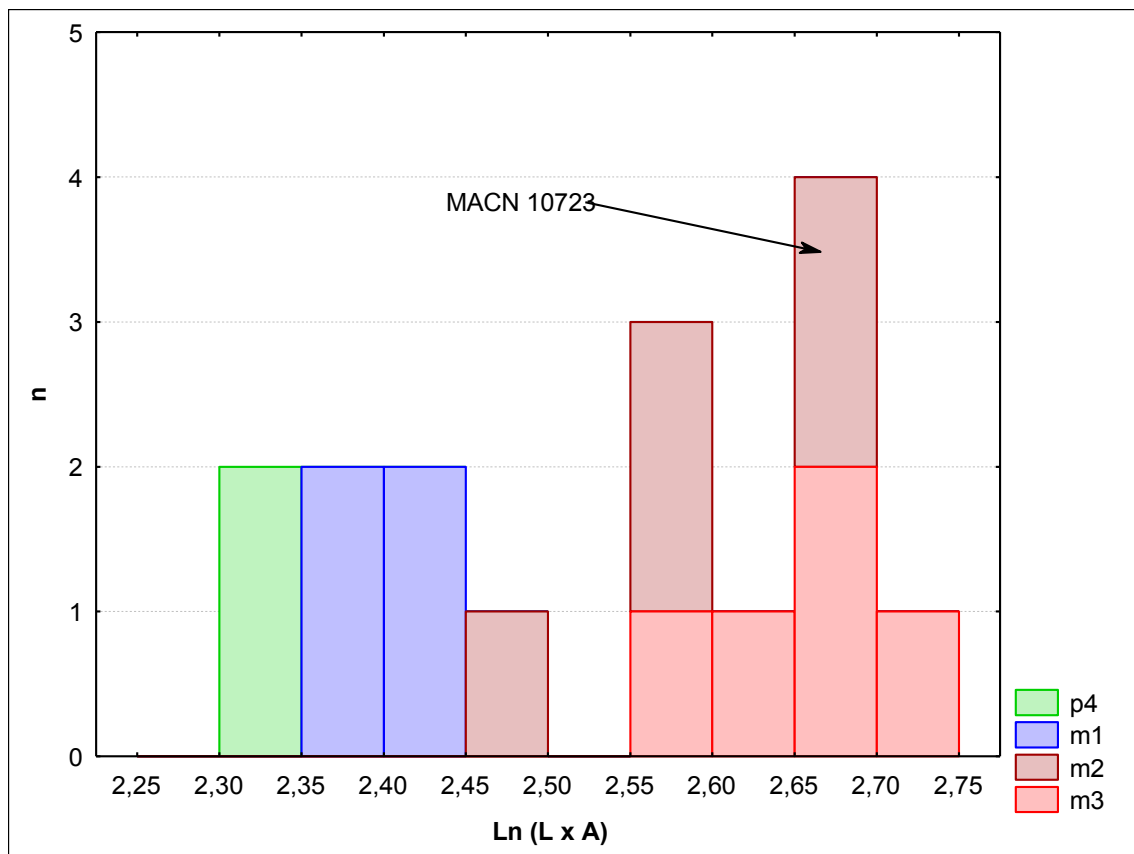


Figura 6.XIII.: Tamaño de la dentición inferior de *Asmithwoodwardia subtrigona* expresada en mm² . En el eje X el Ln del área oclusal, y en el eje Y el número de materiales medidos. Se indica, en particular, el tamaño del tipo MACN 10723.

Observaciones y comentarios sobre *Asmithwoodwardia subtrigona*

Ameghino (1901, 1902b, 1904b,d, 1906) describió y figuró un molar superior que identificó como un molar cinco, es decir, correspondiente al primer molar superior (*sic.*). En la excelente revisión de Simpson (1948), éste identificó este molar aislado con dudas como un M2, dejando abierta la posibilidad de que correspondiera incluso a un M3. La incertidumbre se vincula básicamente a la escasez de restos disponibles para realizar comparaciones. El hipodigma se encontraba conformado en ese momento por los dos restos descritos por Ameghino (*op. cit.*) y un nuevo material referido por Simpson (1948). Posteriormente, Paula Couto (1952) se refiere también al molar superior descrito por Ameghino como un M2 o 3, si bien en publicaciones posteriores menciona “*A espèce tipo*,

Asmithwoodwardia subtrigona Ameghino, 1901, é conhecida apenas por um molar superior esquerdo (M^2 o M^1)...” (Paula Couto, 1978, p.:214). Esto parece a un error tipográfico, ya que usualmente si la duda en la posición del diente en la serie recae entre los dos primeros molares, se describe como M1 o M2 y no viceversa. El molar en cuestión, es en efecto, un M3, como puede inferirse del posicionamiento algo más lingual del metacono, la morfología característica del tercer molar, y la comparación directa con más completos materiales provenientes de la localidad del oeste de Patagonia, Paso del Sapo, en Chubut (Gelfo y Tejedor, 2004). La importancia de determinar la posición en la serie dentaria no es menor si se considera que el carácter definido por Cifelli (1983a, 1993) como criterio para excluir *Asmithwoodwardia* de los Didolodontidae, criterio seguido posteriormente sin mayores justificaciones (McKenna y Bell, 1997; Muizon y Cifelli, 2000) es justamente la ausencia de hipocono en el M3. Esto surge básicamente del análisis de los más completos materiales de “*Asmithwoodwardia*” *scotti* y no a *A. subtrigona* que solo fue sucintamente mencionado por Cifelli (1983a). Como se explica en 5. Resultados (5.d. La problemática de los Didolodontidae), si bien este carácter no constituye de por sí una autapomorfía de los Didolodontidae en un análisis de parsimonia bajo los caracteres utilizados por el autor, las diferencias entre “*A.*” *scotti* y *A. subtrigona* son mucho mayores que las supuestas, al punto de justificar una separación genérica, puesto que el M3 del tipo de *A. subtrigona*, sí presenta hipocono.

Ya Ameghino (1901) reconoce en este material un tubérculo postero-interno, pequeño, bajo la forma de un tubérculo basal. La cúspide descrita corresponde al hipocono, tal como se corrobora en las ilustraciones realizadas para Ameghino por Jean Bréthes. Es interesante destacar que en una misma publicación (Ameghino 1904b) existen dos dibujos distintos de *A. subtrigona*, asignado al quinto molar superior según la nomenclatura ameghiniana y que correspondería a un M1 (*sic*). Si bien en ambos dibujos se observa el tubérculo posterointerno (hipocono), en el de la página 64 puede verse en vista oclusal un molar que recuerda a un M1 por la ubicación del paracono y del metacono, prácticamente alineados mesiodistalmente. Sin embargo en la página 99 se ilustra el mismo

molar⁷ nuevamente en vista oclusal y además en vista labial. En este caso, la vista oclusal presenta un metacono marcadamente más lingual que el paracono, tal como se observa en el M3 del material tipo (MACN 10723). Este último dibujo del material, si bien más fidedigno, es desafortunadamente más oscuro y confuso por la cantidad de líneas agregadas para dar sensación de profundidad. Tal vez haya sido éste el motivo por el cual Ameghino (1904b) repitió en las páginas 66, 198 y 247 la primera de las ilustraciones, la que recuerda un M1 o incluso a un M2, para discutir la ubicación de las cúspides y no la segunda más fiel al material tipo.

El hipocono de este taxón también había sido destacado por Paula Couto (1952a) señalando que la principal diferencia entre los molares superiores de "*A.* *scotti*" y el tipo de *A. subtrigona* radica en el mayor desarrollo del hipocono y en los cíngulos más angostos de este último. En síntesis, *A. subtrigona* presenta un hipocono en el último molar, el cual sin embargo tiene un desarrollo más o menos variable, desde una pequeña prominencia lingual del postcíngulo a una cúspide bien conformada.

Entre los materiales recuperados en la localidad de La Barda, existen numerosos restos atribuibles a *Asmithwoodwardia subtrigona*. Si bien existe un patrón generalizado en la ubicación y desarrollo de las cúspides y de las crestas, algunos especímenes muestran un importante grado de variabilidad. Por ejemplo, el desarrollo del cíngulo labial y un mayor tamaño en algunos molares superiores (LIEB-PV 1634); la presencia de una pequeña cúspide asociada a la centrocrista pero no vinculada con el cíngulo labial (LIEB-PV 1627); la ausencia de entocrístida y la presencia de una pequeña cúspide anterior al entocónido (LIEB-PV 1623), o la mayor extensión de la entocrístida (LIEB-PV 1624). Debido a que los mencionados especímenes difieren por lo general solo en escasos rasgos, los mismos se han considerado por el momento como variaciones intraespecíficas. Un mayor número de ejemplares permitiría contrastar la hipótesis de la presencia de algún otro taxón a nivel específico para *Asmithwoodwardia*.

⁷ Nada hace pensar que Ameghino haya referido dos molares a *Asmithwoodwardia subtrigona*. Al menos no consta en sus publicaciones, ni se conocen dos dientes referidos a esta especie en la Colección Ameghino depositada en MACN. En caso de que las ilustraciones correspondieran en efecto a distintos molares, uno de los cuales no fuera publicado y estuviera perdido, Ameghino equivocó al referir ambos como si fueran el quinto de la serie dental (correspondiente al M1).

cf. *Asmithwoodwardia* Ameghino, 1901

Lámina 9 y tabla de medidas (Anexo)

Materiales considerados: tipo de *Archaeohyracotherium mediale* MACN 10677: P4?; LIEB-PV 1613: m2? izquierdo; tres restos de molares inferiores correspondientes a: MLP 90-II-5-33, MLP 90-II-5-84 y MLP 90-II-5-21. MLP 90-II-5-69: p4 izquierdo; MLP 90-II-5-27: M3 izquierdo; MPEF 816: fragmento de M1? derecho.

Procedencia y descripción de los materiales: LIEB-PV 1613 corresponde a un m2? de la localidad de La Barda, en la Provincia de Chubut. Difiere de otros restos recolectados en la misma localidad por presentar un hipoconúlido equidistante entre el hipocónido y el entocónido, no algo más próximo a esta última cúspide como se observa en el resto de los molariformes de la misma localidad.

Diversos materiales no han podido recibir una asignación precisa por su estado fragmentario. Estos provienen en su gran mayoría de la localidad Itaboraiense de Las Flores, y corresponden a los de repositorio MLP que a continuación se comentan. Un M3 izquierdo (MLP 90-II-5-27) con características generales coincidentes con el último molar de *Asmithwoodwardia subtrigona*, pero se diferencia por el menor desarrollo de las cristas conulares, la ausencia de un hipocono diferenciado del postcángulo y su mayor tamaño (figura 6.III.). En este sentido recuerda más a *Miguelsoria parayirunhor* o "*Asmithwoodwardia*" *scotti*. Sin embargo, se diferencia de ambos por su contorno más rectangular y el eje labiolingual más extenso. En particular, se distingue de *Miguelsoria* por el menor desarrollo del postcángulo en el sector lingual, y de "*Asmithwoodwardia*" *scotti* por la presencia de un robusto protostilo que contacta la cara mesiolingual del paracónulo. Por otra parte tres molares inferiores izquierdos MLP 90-II-5-33, MLP 90-II-5-84 y MLP 90-II-5-21, recuerdan cualitativamente lo observado en *Asmithwoodwardia subtrigona*, pero con un mayor tamaño. El primero de estos restos, si bien presenta la porción mesiolingual del trigónido partida, constituye el de mayor tamaño, y difiere fundamentalmente de *A. subtrigona* por lo que parece ser un ancho considerablemente mayor del talónido en relación al trigónido. Un p4 izquierdo MLP 90-II-5-69 es el más diferenciable de los restos comparables con *Asmithwoodwardia subtrigona* por ser más corto mesiodistalmente y más

ancho en sentido labiolingual. Además, presenta un mayor grado de molarización con un trigónido bien constituido y ancho, aunque con un paracónido pequeño unido al ápice del protocónido por una robusta paracrístida. El metacónido se ubica distolingual al protocónido y es más voluminoso. El talónido es bajo pero mejor diferenciado, incluso más extendido posteriormente que en los Protolipternidae como *Protolipterna ellipsodontoides* o *Miguelsoria parayirunhor*. El hipocónido es grande y ocupa la mitad labial del talónido, proyectando una crístida oblicua baja hacia el ápice basal de la corta protocrístida. Existe una segunda cúspide bien diferenciada en el talónido alineada mesialmente con el metacónido, pero en una posición más posterior que el hipocónido.

Además de estos materiales se incluyen aquí MPEF 816, correspondiente a un diente partido distolingualmente que podría corresponder a un M1 o a un dP4 derecho, si se considera lo fino del esmalte y el nulo desgaste de los elementos conservados. El resto proviene de los estratos del “Banco Negro Inferior”, Miembro Hansen, de la Formación Salamanca, y fue colectado 20 km al N de Puerto Visser, en la Provincia de Chubut. Difiere de los materiales descritos para *Asmithwoodwardia subtrigona* debido a la presencia de una larga y extensa crista preparaconular que se proyecta prácticamente paralela a la preparacrista hasta contactar el precíngulo. No se observa crista postparaconular y el paracónulo es redondeado distalmente. El parastilo es algo más voluminoso y desplazado labialmente.

Otro material comparable con *Asmithwoodwardia subtrigona* corresponde a un P4? izquierdo en buen estado de conservación, tipo de *Archaeohyracotherium mediale* (MACN 10677). El resto procede de los afloramientos casamayorenses al Oeste de Río Chico. Su tamaño es algo mayor que el estimado para el P4 de *A. subtrigona*, siendo un diente más largo en sentido mesiodistal que labiolingual. El precíngulo está bien desarrollado se proyecta desde un abultado parastilo hasta la base del protocono. El cíngulo labial parece estar interrumpido a la altura del paracono, pero está bien desarrollado y en la base del metacono, rodeándolo hasta contactar posteriormente la postmetacrista. El postcíngulo es algo más bajo y se eleva lingualmente en un hipocono bien desarrollado. Esta última cúspide se encuentra separada del protocono por una entrada lingual, pero vinculada a través de una corta entocrista que contacta la postprotocrista antes de que esta última contacte al metacónulo. El protocono es una cúspide ancha mesiodistal, que también se

vincula con el paracónulo por una corta preprotocrista. El paracónulo se ubica algo más anterior que el paracono, la crista preparaconular contacta al precíngulo en el parastilo, diferenciándose levemente de lo observado en *Asmithwoodwardia subtrigona* donde se proyecta entre esta cúspide y el paracono. La crista postparaconular contacta la base posterior del paracono formando, con la crista anterior, la cuenca característica de *Asmithwoodwardia* entre el paracono y el paracónulo. Lo mismo se observa entre el metacónulo y el metacono con las cristas metaconulares uniéndose a la base del metacono. Paracono y metacono son subiguales en tamaño, siendo la posición del paracono algo más labial. La centrocrista es baja y más o menos recta. No existe mesostilo.

Observaciones y comentarios de los restos cf. *Asmithwoodwardia*:

Los materiales de Las Flores y aquel diente peculiar de La Barda podrían corresponder a nuevos taxones, sobre todo si se consideran que provienen de diferentes localidades y de diferentes edades. Sin embargo, no parece de momento apropiado crear nuevas especies tan pobremente fundamentadas, y sin un conocimiento más acabado del rango de variabilidad.

Archaeohyracotherium constituye un género fundado por Ameghino sobre la base de una especie referida originalmente a *Protohyracotherium*. Simpson (1948) consideró que ninguno de los géneros corresponde en realidad a verdaderos hiracoterios, refiriendo *Archaeohyracotherium mediale* a los Didolodontidae y *Protohyracotherium patagonicum* con dudas a los Notoungulata. Simpson (1948) consideró que las diferencias con *Ernestokokenia* son escasas y que las mismas responden mayoritariamente al tamaño, indicando que podría corresponder a un premolar deciduo. El diente en cuestión (MACN 10677) corresponde efectivamente a un P4 o un dP4 izquierdo, considerando que el eje mayor es mesiodistal y no labio-lingual como se observa en los molares de los didolodóntidos. Si bien algo mayor en tamaño que los restos de *Asmithwoodwardia subtrigona* de la localidad de Paso del Sapo, las coincidencias de los caracteres sugieren estrechas afinidades con esta especie. El importante desarrollo de la crista preparaconular y postparaconular y su proyección hacia la base del paracono conformando una pequeña cuenca entre el paracónulo y el paracono, al igual que ocurre entre las cristas del metacónulo y del metacono, es exclusivo de *Asmithwoodwardia subtrigona*. Si bien el P4 de

esta última especie se encuentra partido en el sector mesial y lingual, dificultando la comparación, como se observa en *Archaeohyracotherium mediale* hay una gran separación del paracono y del metacono, indicativo de un importante grado de molarización en relación a otros didolodóntidos. La presencia de hipocono en MACN 10677 no puede ser contrastada en el P4 de *A. subtrigona*. Por otra parte, si el diente en cuestión correspondiera a un dP4, como indica Simpson (1948), la presencia de hipocono tampoco sería anómala ya que, tal como se registró para diversos ungulados arcaicos como *Phenacodus primaveus*, *Ectocion osbornianum*, o *Tetraclaenodon puercensis*, los dientes deciduos recuerdan la morfología de los molares y no a la de los premolares definitivos, (West, 1971).

Raulvaccia Bonaparte, Van Valen y Kramarz⁸, 1993

Raulvaccia Bonaparte *et al.*, 1993, p. 21, 23, 24, 31, 32, 33, 34, 38, 41. Bonaparte y Morales, 1997 268. Gelfo 1999, p. 12R. McKenna y Bell, 1997, p. 362. Muizon y Cifelli, 2000, p. 53, 102, 103,

Escribania en parte de la extensión dada por Muizon y Cifelli, 2000.

Holotipo: *Raulvaccia peligrensis* Bonaparte, Van Valen y Kramarz, 1993.

Procedencia estratigráfica y Edad: Banco Negro Inferior, sección superior del Miembro Hansen de la Formación Salamanca. SALMA Peligrense.

Diagnosis: I?/? C?/? P4?/4? M3/3. Ungulado bunodonte de mediano tamaño, mayor que *Asmithwoodwardia subtrigona* pero algo menor que *Ernestokokenia nitida*. Molares inferiores con un ancho similar entre el trigónido y el talónido; paracónido bien diferenciado del metacónido aunque próximo y unido a su base; m2 con cúspides del talónido separadas, entocónido e hipoconúlido bien diferenciadas entre sí. El precingúlido se

⁸ En la publicación original el apellido del último autor fue escrito con un error tipográfico "Kramartz", y corresponde en realidad al Dr. Alejandro Kramarz.

extiende labialmente formando un reborde o cóngulo, solo interrumpido a nivel de la base del hipocónido. El último molar inferior presenta una entocrístida bien desarrollada con cúspides accesorias; una postcrístida que une el entocónido con el hipoconúlido, y una gruesa hipocrístida uniendo al hipoconúlido con el hipocónido. El primer molar superior tiene un gran parastilo alargado en sentido labial-lingual, similar a la paracrístida de *Escribania*. Crista premetaconular desarrollada, hipocono voluminoso y adosado a la porción posterior del protocono. Postcóngulo y precingúlido de contorno redondeado internamente cóncavos.

Raulvaccia peligrensis Bonaparte, Van Valen y Kramarz, 1993.

Lámina 10 y tabla de medidas (Anexo)

Raulvaccia peligrensis, Bonaparte *et al.*, 1993, p. 21-22. Bond *et al.*, 1995, p. 52 tabla 1. Gelfo y Picasso, 2004b, p.30. Muizon y Cifelli, 2000, p. 102, 103.

Holotipo: UNPSJB PV 915 fragmento mandibular izquierdo con un m1 en mal estado, con el protocónido y la porción posterior del talónido rotas.

Hipodigma: El holotipo y MLP 90-II-12-69: un fragmento de mandíbula izquierda con el talónido del m2 y el m3 en buen estado de conservación. MLP 90-II-12-70 M1 izquierdo con las raíces labiales prácticamente completas.

Procedencia estratigráfica y Edad: “Banco Negro Inferior”, sección superior del Miembro Hansen de la Formación Salamanca. SALMA Peligrense.

Procedencia geográfica: Todos los restos provienen de 400 metros al oeste de los acantilados costeros de Punta Peligro, al norte de Comodoro Rivadavia, provincia de Chubut, Argentina.

Diagnosis: la misma que para el género por ser monotípico.

Descripción: El m1 del tipo se encuentra en muy mal estado de conservación. De los rasgos más sobresalientes se observa la diferenciación del paracónido y el metacónido, y la posición más distal respecto del protocónido de esta última cúspide. Bonaparte *et al.* (1993) indican que el paracónido se ubica en posición más lingual (*sic*) al eje del trigónido, y la presencia de rugosidades en el esmalte. Estas últimas no pudieron ser identificadas en la observación directa del material. La porción de la rama mandibular conservada muestra un elemento estilizado y grácil, mucho menor que los robustos restos de *Escribania chubutensis*. El único m2 conocido (MLP 90-II-12-69) solo preserva el talónido. El hipocónido es la cúspide de mayor tamaño, mientras que la más pequeña parece ser el hipoconúlido, que se encuentra desplazado distalmente como en otros didolodóntidos, y más próximo al entocónido que al hipoconúlido. El entocónido se encuentra solo algo más posterior en relación a la ubicación del hipoconúlido. A diferencia de lo que se observa en el m3, la hipocrístida y la postcrístida son esbeltas y no muy marcadas. Un postcingúlido se proyecta desde la porción distal del hipocónido al margen distolabial del talónido y se solapa como ocurre clásicamente en estos casos al precingúlido del m3. De este modo el hipoconúlido del m2 contacta la cara mesial de la paracrístida del m3.

El m3 es claramente distinguible de aquel de *Escribania chubutensis*. Presenta un largo de 8.42 mm mientras que el ancho del trigónido y del talónido es de 5.02 y 4.26 mm, respectivamente. El precingúlido no se extiende por el margen lingual, pero sí sobre el sector labial, rodeando la base del trigónido hasta la porción mesial del hipocónido. Distolabial a esta cúspide se extiende un breve postcingúlido prácticamente hasta la cara mesial del hipoconúlido. En vista labial y distalmente al hipocónido, este cingúlido se encuentra dividido por un débil surco vertical, en un reborde mesial y un postcingúlido de mayor tamaño.

Las cúspides del trigónido son bunoides y prácticamente del mismo tamaño, siendo el protocónido algo mayor que las restantes. Las bases bulbosas de las cúspides invaden completamente la cuenca del trigónido. Esto es más evidente por el contacto entre el protocónido y el paracónido que divide la cuenca del trigono en una porción mesiolabial y otra distolingual. La primera de estas porciones queda enmarcada mesialmente por la paracrístida y prácticamente próxima al borde mesiolingual del protocónido. La porción

distal se enmarca por detrás del paracónido, en el espacio comprendido entre el protocónido y metacónido, y la porción del trigónido mesial a la protocrístida.

En vista oclusal, el paracónido es más labial que el metacónido, y aún cuando sus bases se encuentran unidas, ambas son claramente individualizadas. La paracrístida es relativamente baja y se extiende mesialmente desde el protocónido antes de curvarse mesiolingualmente en un punto localizado justo por detrás del hipoconúlido del m2, desde donde se arquea distolingualmente hasta alcanzar el paracónido. No se distingue una clara metacrístida. La protocrístida es recta, baja y ancha. El metacónido se ubica distal al protocónido, pero no fuertemente hinchado en su base como ocurre en los Mioclaenidae Kollpaniinae, donde el metacónido invade parte de la cuenca del talónido.

El talónido está expandido distalmente, pero es más angosto que el trigónido. El hipocónido es la cúspide más voluminosa del talónido. Mesialmente proyecta una corta pero robusta crístida oblicua al margen lingual del protocónido. La cuenca del talónido es amplia y profunda, y se encuentra abierta lingualmente distal al metacónido. El hipoconúlido es marcadamente posterior respecto a su posición en el m2. Es una cúspide grande y voluminosa asociada a una hipocrístida y a una postcrístida robustas, que se proyectan en las direcciones mesiolabial y mesiolingual respectivamente. La postcrístida conecta al hipoconúlido con el entocónido, mientras que la más gruesa hipocrístida relaciona al hipoconúlido con el hipocónido. La hipocrístida presenta, próxima al hipocónido, una cúspide baja y redondeada que interrumpe levemente la continuidad de la crístida.

El entocónido se encuentra más distal que el hipocónido, e incluso más que su posición relativa en el m2. Mesialmente se proyecta una corta entocrístida que no llega a contactar la cara distal del trigónido. Una pequeña cúspide aparece asociada a la entocrístida muy próxima al entocónido. Esta cúspide se distingue de aquella descripta para el m2 del holotipo de *Escribania chubutensis* (UNPSJB PV 916), la cual oblitera la cuenca del talónido, por su estrecha vinculación con la entocrístida y por no cerrar lingualmente la cuenca del talónido.

La crístida oblicua es ancha, corta y se curva desde el hipocónido hasta el sector distolingual del metacónido, rematando en una pequeña cúspide adosada a la pared distal del trigónido. Por su posición La misma no fue interpretada como un verdadero mesocónido.

Las cúspides del único molar superior conocido son bulbosas. El protocono, metacono y paracono son subiguales en tamaño, siendo el metacono algo menor que las restantes. Como en otros ungulados, el paracono se encuentra levemente labial en relación al metacono. La centrocrista que une ambas cúspides es baja y redondeada. La preparacrista no se encuentra bien individualizada debido al prominente desgaste y la proximidad del gran parastilo. Esta última cúspide es voluminosa y se encuentra marcadamente desgastada, tiene un contorno oval con el eje mayor orientado perpendicular a la centrocrista y de posición mesial al paracono. La postmetacrista es baja y corta y conecta al metacono con un pequeño metastilo.

El paracónulo y el metacónulo son de tamaño similar y más pequeños que el paracono y el metacono. Entre el paracónulo y el paracono existe una muy pequeña cuenca rodeada por la crista preparaconular y la crista postparaconular, de modo similar a lo observado en *Asmithwoodwardia subtrigona*. Esta cuenca no se observa entre el metacónulo y el metacono, donde ambas cúspides mantienen un estrecho contacto entre sus bases. Lingualmente, el paracónulo está conectado con el protocono por una baja y redondeada preprotocrista, mientras que el metacónulo se une al sector distal del hipocono por una corta crista. De lo que puede inferirse por el desgaste del parastilo, la crista preparaconular se extiende mesiolingualmente desde el paracónulo hasta esta cúspide, sin contactar al precíngulo. La crista postparaconular contacta la pared lingual del paracono. La premetaconular, de mayor tamaño que la mesial, alcanza la base lingual del metacono. La crista postmetaconular es grande y voluminosa, y parece alcanzar el postcíngulo próxima al sector lingual de la metacrista. A pesar del desarrollo de las cristas postparaconular y premetaconular, las mismas no obliteran la cuenca del triángulo.

El protocono es una cúspide tan grande como las labiales, pero con su superficie oclusal algo desgastada. El hipocono se ubica distolingual y prácticamente unido al protocono es algo más bajo que este último, elíptico en su contorno, y con el eje mayor en sentido mesiodistal.

El precíngulo se encuentra fuertemente arqueado y se extiende mesiolabialmente desde la base del protocono hasta el parastilo. Existe una pequeña cúspide precingular próxima a la base del protocono. No existe cíngulo en el sector lingual del diente. Aún cuando el esmalte se encuentra roto labialmente al metacono, el cíngulo labial parece estar

presente como una estructura mesiolabial al metastilo, y solo interrumpido a nivel del paracono. En vista lingual, el postcángulo es más alto que el precángulo y se extiende distolabialmente desde el hipocono, paralelo a la crista postmetaconular, y curvándose levemente hasta alcanzar el metastilo.

Observaciones y comentarios de *Raulvaccia peligrensis*

La especie *Raulvaccia peligrensis* fue creada a partir de un fragmento mandibular con un único diente, interpretado originalmente como un m2 (UNSPSJB PV 915). *Escribania chubutensis* del mismo horizonte y localidad fue descrito a partir de otro resto mandibular con m2-3 (UNSPSJB PV 916) (Bonaparte *et al.*, 1993). Si bien destacaron algunas diferencias con *Molinodus suarezi*, del Paleoceno de Tiupampa, en Bolivia, tales como la ubicación más labial del paracónido, la reducción de la cuenca del trigónido, la expansión distal del talónido del m3 y un tamaño tres veces mayor, las dos formas del Peligrense y los “condilartros” del Tiupampense fueron reunidos en la familia Mioclaenidae, destacando que por las diferencias con aquellas formas de mioclaénidos del Hemisferio Norte deberían comprender una nueva subfamilia: Molinodinae⁹ (Bonaparte *et al.*, 1993). Posteriormente, Muizon y Cifelli (2000) argumentaron que *Raulvaccia* constituye un sinónimo junior de *Escribania chubutensis* y, contrariamente a la descripción original, consideraron al único diente del material tipo como un m1 y no un m2. Esta argumentación se fundamenta en el tamaño del alvéolo de la raíz anterior al diente preservado, que sería demasiado angosto para pertenecer a la raíz posterior de un m1, y es mejor interpretado como la raíz posterior de un p4. Además indican que las diferencias entre *Raulvaccia* y *Escribania chubutensis* son similares a las presentes entre el m1 y m2 de didolodóntidos como *Paulacoutoia protocenica* y el Mioclaenidae *Molinodus suarezi* (Muizon y Cifelli, 2000). Si bien el argumento para considerar al diente como un m1 y no un m2 parece ser

⁹ La subfamilia Molinodinae ha sido considerada como un sinónimo junior de Kollpaniinae. *Kollpania tiupampina* (Marshall y Muizon, 1988) fue descrito originalmente como un marsupial vinculado con los Caroloameghiniidae sobre la base de un único resto de un molar superior (YPFB Pal 6135). Por su peculiaridad, Marshall *et al.* (1990) establecieron la familia Kollpaniidae. Sin embargo, Muizon (1992) demostró que el material correspondía a un dP4 de un “condilartro” conclusión apoyada por Bonaparte *et al.* (1993) y Marshall *et al.* (1995, 1997). Muizon y Cifelli (2000) lo consideran como sinónimo junior de *Tiucclaenus minutus*, pero retienen por prioridad Kollpaniinae como nombre correcto de la subfamilia de Mioclaenidae sudamericanos.

apropiado, y más allá de que la mala preservación de la morfología oclusal del material tipo de *Raulvaccia* no permite una comparación directa con *Escribania chubutensis*, es importante destacar ciertas diferencias entre ambos taxones. El ancho de la mandíbula en la posición del alvéolo del m1 en *Escribania*, justo por delante de donde se ubica el m2, es mayor que aquel observado en la misma posición en el fragmento mandibular de *Raulvaccia* 10.95 y 6.95 mm, respectivamente. Aún cuando la porción ventral de la mandíbula de *Raulvaccia* se encuentra partida, el tamaño total de la misma parece haber sido la de un ungulado mucho más grácil. *Escribania chubutensis* presenta, en efecto, la mandíbula más robusta de todo el contexto mamaliano del Banco Negro Inferior, en Punta Peligro. Su mandíbula es incluso más robusta, ancha y alta que la del drioléstido *Peligrotherium tropicalis* (Gelfo y Pascual, 2001), que presenta incluso molares hipertrofiados y proporcionalmente de mayor tamaño. Nuevos restos asignados a *Escribania chubutensis* (Gelfo, 1999), así como un fragmento mandibular derecho con m1 y m2 asignado en este trabajo, permiten comparar y contrastar directamente la hipótesis de Muizon y Cifelli (2000) en relación a que el m1 del tipo de *Raulvaccia* es en realidad el m1 de *Escribania chubutensis*. El m1 de *Escribania* (MPEF- PV 1860) tiene un largo mínimo de 7.44 mm –se destaca que el sector mesiolabial del diente se encuentra roto- y un ancho de 5.92 mm; por otra parte, el tipo de *Raulvaccia* tiene una longitud de 6.4 y un ancho de 4.65 mm. Si bien las diferencias de tamaño no son muy importantes, y aún cuando UNSPJB PV 915 pueda ser en efecto identificado como un m1, tal como indican Muizon y Cifelli (2000), las diferencias de tamaño tanto de la mandíbula como del molar (figura 6.XIV.) son mucho mayores que las que cabrían esperar en los rangos habituales de medidas para condilartros (ver por ejemplo Thewissen, 1990), por lo que parece poco probable que estas diferencias queden incluidas en el rango de variación intraespecífica.

Raulvaccia peligrensis es considerado, por tal motivo como un taxón válido, más pequeño y grácil que *Escribania chubutensis*. Esto se corrobora, además, por otros novedosos materiales como MLP 90-II-12-69 and MLP 90-II-12-70. Estos materiales muestran una morfología comparable a *Escribania* pero con caracteres que los distinguen claramente, y corresponden a un espécimen de menor tamaño, coincidente con aquel referido a *Raulvaccia*. El m3 de MLP 90-II-12-69 se encuentra completamente erupcionado, pero con moderados signos de desgaste sobre su superficie en comparación con el m3 de

Escribania. Incluso si se compara el desgaste dentario entre individuos juveniles (YPF Pal 6113) y adultos (YPFB Pal 6114) de *Molinodus suarezi*, resulta evidente que no sólo no existe diferencia de tamaño sino que las diferencias cualitativas entre los m3 de *Raulvaccia* y *Escribania* no responden a diferencias de edad en un mismo taxón .

Además, *Raulvaccia peligrensis* difiere de *Escribania chubutensis* en diversos caracteres cualitativos que sustentan de modo apropiado su separación genérica. El talónido del m2 presenta un hipoconúlido ubicado más distalmente; el entocónido es de mayor tamaño y no tan lingual respecto al hipoconúlido. El entocónido se ubica casi tan mesial como el hipocónido. La ubicación y orientación de las cúspides del talónido sugieren una cuenca del talónido más desarrollada y funcionalmente más activa que en *Escribania*. El postcingúlido, si bien difícil de observar por el contacto entre el m2 y m3 parece ser mucho más grácil. El trigónido del m3 presenta un precingúlido ancho y bien desarrollado, que continúa labialmente rodeando la base del protocónido hasta el hipocónido. Aún cuando las cúspides del trigónido son de base bulbosa e invaden la cuenca del trigónido dividiéndola en dos sectores, comprende una superficie de mayor amplitud. El protocónido y el metacónido se encuentran más separados, de modo tal que la protocrístida que contacta ambas cúspides es baja y voluminosa. La paracrístida es también proporcionalmente más extensa que en *Escribania chubutensis*. Aún cuando esta crístida describe un arco cóncavo posteriormente, como reconoció Bonaparte *et al.* (1993) para la mayor parte de los “condilartros” sudamericanos, parece aquí estar dividida en dos segmentos. Proporcionalmente, el área del talónido es más corta que la de *Escribania chubutensis*, en efecto la relación entre el área del talónido y el largo total del m3 no solo permite distinguir *Raulvaccia* de *Escribania*, sino que muestra que el talónido del primero se aproxima en tamaño al de los Kollpaniinae (figura 6.XIV.) El hipoconúlido ubicado en una posición más central es más grácil, y se vincula con las restantes cúspides del talónido por conspicuas hipocrístidas y postcrístidas. La cuenca del talónido es incluso más amplia que en *Escribania* donde el hipoconúlido y el entocónido están en contacto, y esta última cúspide apenas se distingue de una espesa y baja entocrístida que rellena la cuenca del talónido. En *Raulvaccia* estas cúspides están más separadas y, si bien mantienen relación por la postcrístida, la cuenca no queda obliterada. Tampoco se observa la hipocrístida que en *Escribania* se proyecta desde la cara labial del hipoconúlido hacia el hipocónido, pero

termina en un breve y escueto cíngulo labial (Bonaparte *et al.*, 1993). El hipocónido es de igual tamaño que el protocónido. La crístida oblicua no es corta y robusta sino mucho más estilizada, y conforma un ángulo obtuso en su trayecto.

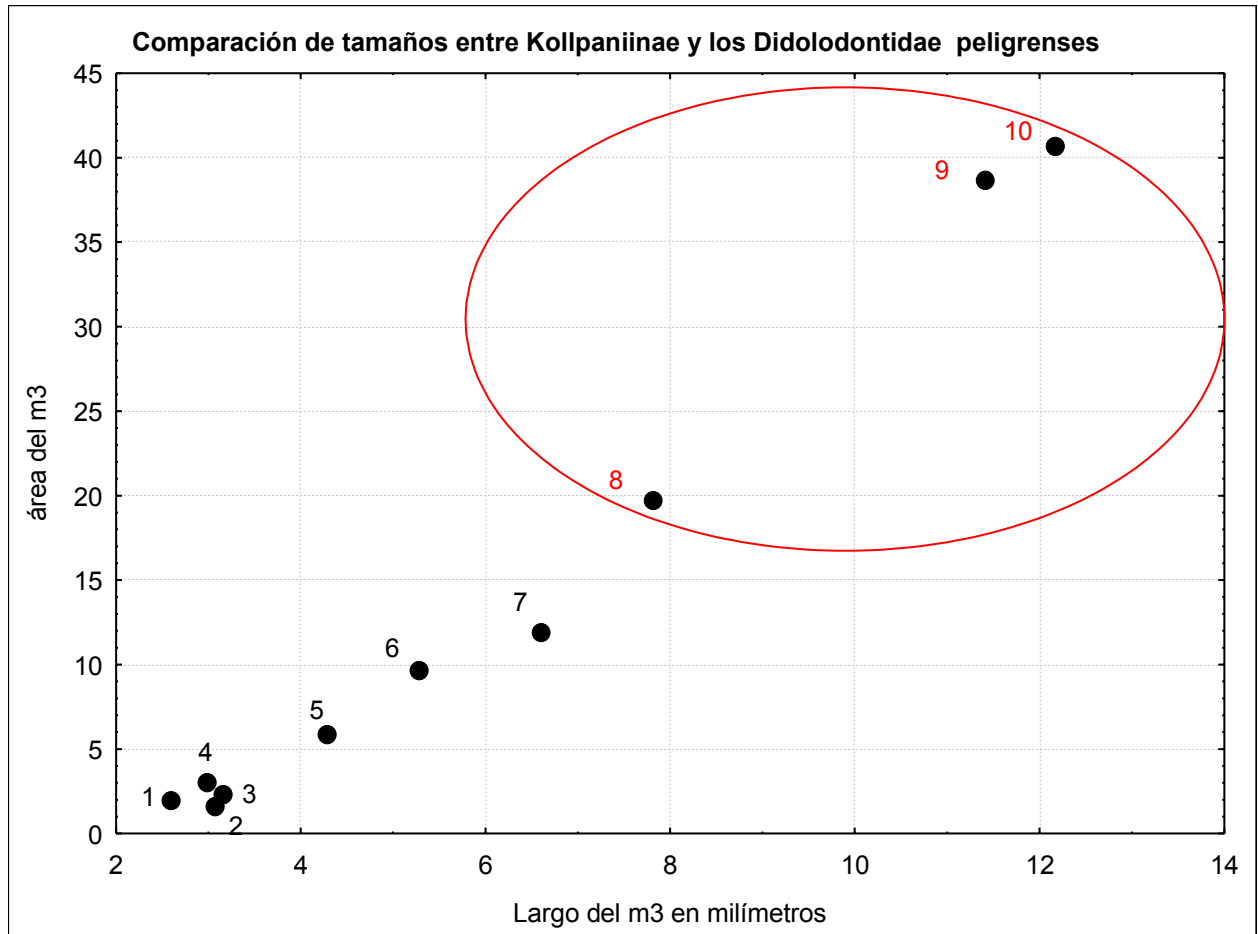


Figura 6.XIV. 1.: Relación entre el largo total del m3 y el área del talónido. Kollpaniinae de 1 a 7. Didolodontidae de 8 a 10. Los números indican las siguientes especies 1.: *T. minutus* (valores promedio de 3 molares), 2.: *T. cotasi* (valores promedio de 3 molares), 3.: *T. robustus*, 4.: *Pucanoudus gagnieri*, 5.: *Molinodus suarezi* (valores promedio de 5 molares), 6.: *Simoclaenus sylvaticus*, 7.: *Andinodus boliviensis*, 8.: *Raulvaccia peligrensis*, 9.: *Escribania chubutensis* (valores promedio de 2 molares), 10.: *Escribania* sp. nov.

Las diferencias entre *Escribania* y *Raulvaccia* son menores si se compara el M1. La presencia de las cristas posparaconular y premetaconular en el último es el rasgo más evidente. Más allá de las similitudes entre los molares superiores, estos muestran una interesante variación en el desgaste de las cúspides. Mientras que *Escribania* muestra una superficie de desgaste horizontal sobre sus cúspides, en *Raulvaccia* solo se observa este tipo de desgaste sobre el protocono y el hipocono, las que corresponden a las cúspides más desgastadas. En contraste con el desgaste horizontal, el paracono y el metacono solo muestran desgaste sobre los flancos linguales.

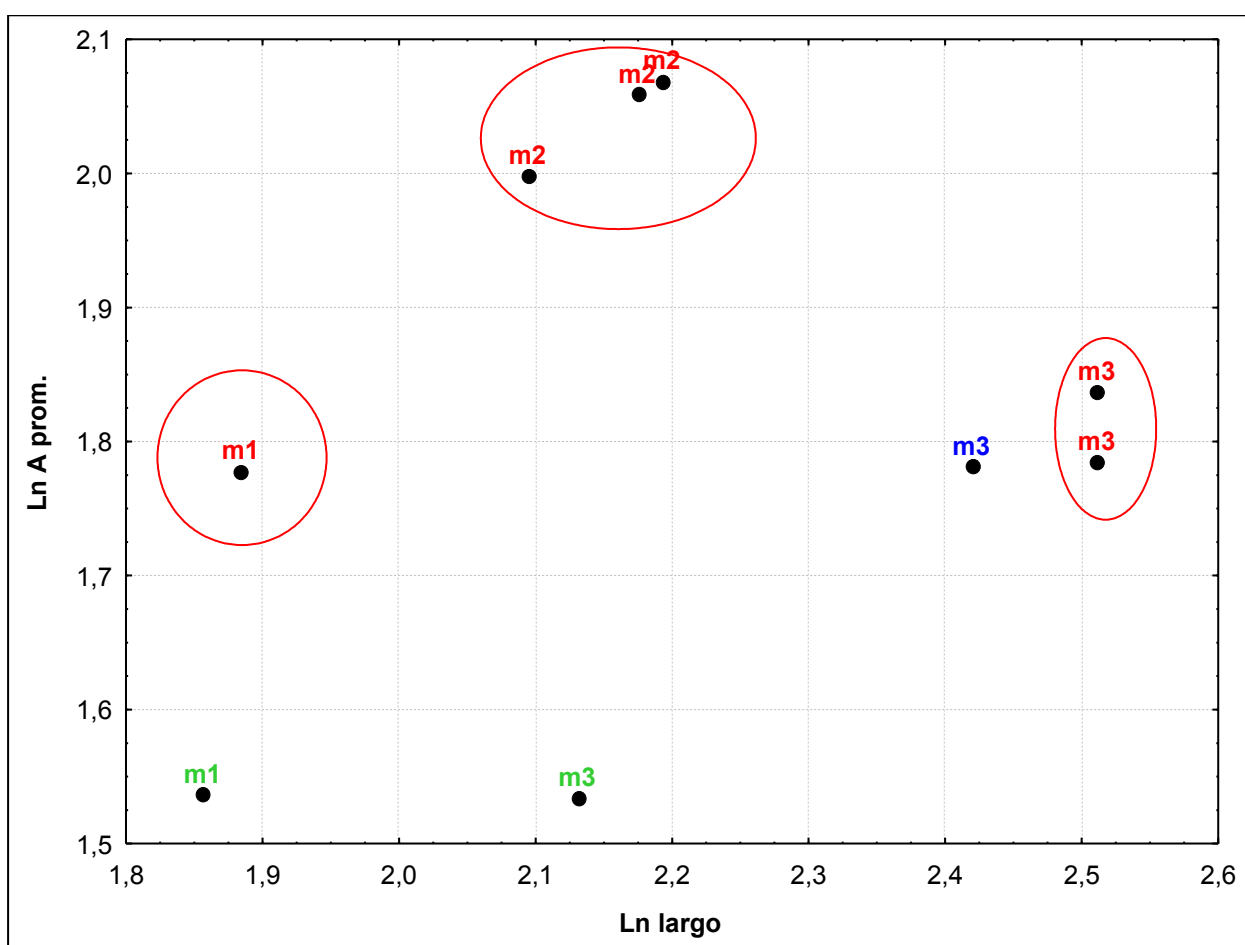


Figura 6.XV.: Comparación entre las medidas de los molares inferiores de *Escribania chubutensis*, *Escribania sp. nov.* y *Raulvaccia peligrensii*. En el eje X el Ln del largo y en el eje Y el ancho (promedio del ancho del trigónido y del talónido). Todas las medidas expresadas en mm.

Escribania Bonaparte, Van Valen y Kramarz, 1993.

Escribania Bonaparte *et al.*, 1993 p. 24, 25, 27, 30-34, 38, 41. Fig. 9, Lámina 5. Bonaparte y Morales, 1997 p. 268, 269. Gelfo, 1999 p. 11R, Gelfo, 2002 p. 11R, 2004a p. 481 tabla 1. Gheerbrant *et al.*, 2001 p. 109. Mc Kenna y Bell, 1997 p. 362. Muizon y Cifelli, 2000 p. 48, 49, 56, 57, 74- 77, 92, 99, 100, 102, 103, 109, 112, 127, 129, 131, 132, 133, 136, 137, 140, 141 tabla 16, 142-143 fig a, b, c, d, 144,

Tipo: *Escribania chubutensis* Bonaparte, Van Valen y Kramarz, 1993.

Especies incluidas: *Escribania chubutensis* y *Escribania* sp. nov.

Procedencia estratigráfica y Edad: Banco Negro Inferior, sección superior del Miembro Hansen de la Formación Salamanca. SALMA Peligrense.

Diagnosis: I?/? C?/? P4?/4? M3/3. Didolodóntidos de gran tamaño, con mandíbulas robustas. Molares inferiores con paracónido grande y bien desarrollado, talónido del m3 muy alargado mesiodistalmente en relación al trigónido. Con hipocónido e hipoconúlido grandes y voluminosos.

Escribania chubutensis Bonaparte, Van Valen y Kramarz, 1993

Lámina 11 y tabla de medidas (Anexo)

Escribania chubutensis Bonaparte *et al.*, 1993 p. 24, 25 fig 9, 27. Bond *et al.*, 1995 p. 52 tabla 1. Gelfo, 2004a p. 475, 476, 48.1 Muizon y Cifelli 2000, p. 53, 100 tabla 11, 102-104, 110.

Holotipo: UNPSJB PV 916: fragmento mandibular izquierdo con m2-3

Hipodigma: El holotipo, MLP 93-XII-10-2: m2 izquierdo; MPEF- PV 1860: fragmento mandibular derecho con m1-2; MLP 93-XII-10-1: fragmento mandibular derecho con m3;

MLP 90-II-12-67: fragmento de un m3 izquierdo con la raíz posterior y el talónido completo; MLP 90-II-12-63: fragmento de maxilar derecho con M2-3; MLP 90-II-12-68: fragmento de maxilar izquierdo con M2.

Procedencia estratigráfica y Edad: “Banco Negro Inferior”, sección superior del Miembro Hansen de la Formación Salamanca. SALMA Peligrense.

Procedencia geográfica: Todos los restos provienen de 400 metros al oeste de los acantilados costeros de Punta Peligro, al norte de Comodoro Rivadavia, provincia de Chubut, Argentina.

Diagnosis: I?/? C?/? P4?/4? M3/3. Ausencia de postmetacrista en los molares superiores. Cíngulo labial en los M2 bien desarrollados. Con hipocono bien desarrollado y muy próximo al protocono. Con precíngulo y postcíngulo de contorno internamente cóncavos. Hipocono bien desarrollado y próximo al protocono en los M1?-2. M3 con hipocono desplazado distalmente en comparación con su ubicación en el M2. Molares inferiores con paracónido grande y bien desarrollado, talónido del m3 muy alargado mesiodistalmente en relación al trigónido, con una entocrístida grande y poco diferenciada del entocónido. Sin hipocrístida.

Descripción: *Escribania chubutensis* corresponde al “ungulado” más robusto del elenco faunístico Peligrense. La mandíbula es sumamente ancha y alta en relación al grado de braquiodoncia de sus molares. Solo se conocen los dos últimos molares superiores. El resto mejor representado para la descripción de la dentición superior corresponde a MLP 90-II-12-63. Este material preseñal un M2 de contorno cuadrangular pero con sus aristas redondeadas. Se observan dos raíces labiales y una lingual. Las cúspides principales del trígono se encuentran bien desarrolladas y son de un tamaño similar. El paracono tiene una posición levemente más labial que el metacono. La centrocrista es robusta, recta y levemente oblicua en sentido mesiodistal. El tamaño del paracono y metacono es similar. A partir del desgaste en el sector correspondiente al parastilo puede inferirse que éste correspondía a una cúspide voluminosa, casi tan grande como el paracono. Una preparacrista corta y recta vincula al paracono con el parastilo. El cíngulo labial es grueso y

se extiende de manera continua desde el parastilo por el margen labial del paracono y el metacono, con continuidad con el postcúngulo. El postcúngulo es anteriormente cóncavo, y hacia la cara lingual del diente asciende hasta un hipocono fuertemente adosado a la cara posterior del protocono. No se observa mesostilo, pero existe un conspicuo ectoflexo entre la base del paracono y el metacono, en donde se produce un leve engrosamiento del cúngulo, que sin embargo no llega a constituir una verdadera cúspide. El precúngulo es más bajo en vista lingual que el postcúngulo, y contacta la base más mesial del protocono, pero sin extenderse más allá de la preprotocrista. No existe ninguna estructura cingular lingual al protocono. El precúngulo es convexo anteriormente, terminando en un pequeño protostilo que se ubica mesiolabialmente al protocono. Esta cúspide se encuentra prácticamente borrada por acción del desgaste. No existen indicios de la presencia de metastilo; sólo se observan en ese sector dos pequeñas lagunas de dentina sobre el postcúngulo distales al metacono. De este modo, el cúngulo labial y el postcúngulo guardan, como se explicó, una relación de continuidad. El paracónulo y el metacónulo son cúspides grandes, de base ancha y bulbosa, se ubican prácticamente en la mitad del diente, contactando el margen lingual del paracono y del metacono. Si bien no se observa crista postparaconular ni premetaconular, el importante desarrollo de la base de los cónulos obtura prácticamente la cuenca del trígono. El paracónulo se relaciona con el protocono a través de una preprotocrista corta y baja. La cresta preparaconular es ancha y robusta y se proyecta mesiolingualmente, uniéndose al parastilo independientemente del precúngulo. La cresta postmetaconular es baja y robusta, bordea toda la cara distolingual del metacono, pero permanece independiente del postcúngulo. El protocono constituye una cúspide grande y voluminosa. El hipocono, de menor tamaño, se encuentra fuertemente adosado al protocono y queda en vista oclusal con el metacónulo y el metacono. Una cresta corta y baja vincula al hipocono con el metacónulo.

El otro material conocido que permite obtener información sobre el M2 (MLP 90-II-12-68), presenta algunas diferencias menores. La centrocrista no se encuentra tan desarrollada. Mesialmente a la cresta que une el hipocono con el metacónulo (¿entocrista?) se observa un surco profundo que separa al metacónulo del protocono. La separación entre el margen distal del metacónulo, la cresta postmetaconular y el postcúngulo, también está dada por un surco profundo que se bifurca hacia la cara lingual del diente, a la altura del

hipocono. Este surco contacta labialmente la base de la entocrista, separando el hipocono del metacónulo. Distolabialmente, este surco también separa un breve sector de la base del hipocono, del postcángulo.

El M3 presenta ciertas variaciones respecto a lo descrito para el M2; sin embargo, como cabría de esperar del importante desarrollo del talónido del m3, corresponde a un diente más alargado mesiodistalmente. El paracono parece ser la cúspide más voluminosa, seguida en tamaño por el protocono. El desgaste en la zona del parastilo es casi tan grande como el descrito para el M2. En ambos dientes, el paracono y el parastilo conforman una superficie de desgaste continua, constituida por dos óvalos perpendiculares. Una centrocrista corta y voluminosa vincula al paracono con un metacono algo más pequeño. El cángulo labial se encuentra bien desarrollado únicamente en torno al paracono, y se interrumpe abruptamente en la base del metacono. Un surco que desciende labialmente de la porción distal de la centrocrista marca la extensión distal del mencionado cángulo. En diversos “ungulados” primitivos los espesores del cángulo labial suelen variar hasta prácticamente desaparecer labialmente al paracono, como ocurre en algunos Kollpaniinae. Por el contrario, en el M3 de *Escribania chubutensis* es el metacono el que está desprovisto de cángulo labial, a través de una interrupción abrupta en la continuidad y no de un adelgazamiento. La extensión de la cresta que conforma la cuenca metaconular, permite inferir que la cresta postmetaconular se extiende por el margen distal del metacono, a diferencia de lo descrito para el M2 donde este sector era alcanzado por el postcángulo. A diferencia de lo observado para el M2 en donde un surco separa el postcángulo del metacónulo, en el M3, por el contrario, la única estructura distal corresponde a un hipocono hipertrofiado. Este se encuentra adosado a la cara distal del diente y es más basal que el resto de las cúspides. Presenta una superficie semicircular con el eje mayor labiolingual y recto, y la cara distal cóncava. Esta cúspide es grande, bulbosa pero más baja que el resto de las cúspides del trígono, ocupa las $\frac{3}{4}$ partes de la cara distal del diente y no se encuentra fuertemente apretada al protocono como en el M2. El desarrollo fuertemente convexo del hipocono en sentido distal determina que el eje mayor del diente sea mesiodistal, a diferencia de lo observado para la mayoría de los M3 de otros unguilados. El protocono, la preprotocrista, el paracónulo, la cresta preparaconular y el precángulo

responden básicamente a lo descrito para el M2. Sólo se destaca una muy pequeña cúspula entre el precíngulo y la base del protocono.

La dentición inferior solo es conocida por los molares. El m1 se conoce por un único resto (MPEF- PV 1860) que presenta la porción labial del trigónido partida, el metacónido desplazado más distalmente en relación al protocónido, e invadiendo en parte la cuenca del talónido. El precingúlido en el m1 se extiende solo lingualmente por delante del paracónido. Las tres cúspides del trigónido parecen estar bien desarrolladas. De lo que puede inferirse del protocónido, éste parece haber sido casi tan grande como el metacónido, o levemente más pequeño. El paracónido, si bien adosado a la cara anterior del metacónido, no está reducido como en los más modernos didolodóntidos, sino que presenta un contorno grande y voluminoso. El talónido presenta también las tres cúspides bien desarrolladas. El hipocónido y el hipoconúlido se encuentran sumamente desgastados, dejando una superficie continua de dentina limitada posterior y labialmente por esmalte. El hipoconúlido es la mayor de las cúspides del talónido, y se encuentra proyectado posteriormente, como ocurre usualmente en la mayoría de los “condilartros” estudiados. El entocónido es la cúspide con menor desgaste y mejor preservada, se encuentra bien definida y separada del hipoconúlido. La cuenca del talónido se encuentra parcialmente cerrada por la presencia de una baja y suave entocrístida, que se proyecta mesiolabialmente desde el entocónido. El postcingúlido, que es más corto que el anterior, se extiende por el sector lingual del hipoconúlido hasta el sector labial del entocónido. En vista lateral, el postcíngulo del m1 se monta sobre el precingúlido del m2, cuya paracrístida es tan elevada como el borde posterior del m1 del hipoconúlido.

El m2 es conocido por el holotipo y por el nuevo resto aquí descrito (MPEF- PV 1860). Las cúspides del trigónido se encuentran muy próximas entre sí, llenando la estructura bulbosa de las mismas la mayor parte de la cuenca del trigono. Esta aparece en vista oclusal como un surco proyectado desde el lado distolingual al margen mesiolingual. Este surco se bifurca mesialmente separando la parte distal de la paracrístida del paracónido y el protocónido; distalmente divide la cara mesiolabial del metacónido del paracónido y el protocónido. Esto se observa más claramente en el holotipo. El metacónido es la cúspide más alta y se posiciona más posteriormente que el protocónido. Al igual que en el m1, invade parcialmente el talónido, ya que su cara distal no es recta y abrupta, sino

que desciende suavemente en dirección al entocónido. El paracónido es una cúspide bien definida, al igual que lo observado para el m1, de ubicación mesiolabial respecto del metacónido y unido en su base a esta cúspide. El paracónido se relaciona con el metacónido por una metacrístida baja, corta y redondeada. La paracrístida corre desde el lado mesiolabial del protocónido a la cara mesiolabial del protocónido. Es una estructura baja, arqueada y cóncava posteriormente, tal como resaltan Bonaparte *et al.* (1993). Pero contrariamente al holotipo, y a lo observado en algunos restos de *Didolodus multicuspis*, el m2 de MPEF- PV 1860 no presenta una cúspide sobre la paracrístida en el sector que la misma cambia de dirección para proyectarse hacia el paracónido. El tamaño del protocónido parece ser igual o solo algo menor que el paracónido. La protocrístida es corta y baja, aunque más larga que la metacrístida.

El hipoconúlido es la mayor de las cúspides del talónido, las cuales se encuentran bien diferenciadas y delimitadas, en contraste con lo observado entre muchos Kollpaniinae. La crístida oblicua es baja y redondeada, y se proyecta mesialmente al sector labial del metacónido. La cara anterior del entocónido se encuentra algo posterior respecto al hipocónido. De los m2 conocidos solo el holotipo presenta una pequeña cúspide entre el entocónido y el metacónido (Gelfo, 1999a). De este modo, si bien la separación entre el metacónido y el entocónido no es tan acusada, la cuenca del talónido se abre lingualmente. A diferencia del m1, no se observa entocrístida desarrollada. La presencia de la pequeña cúspide en el holotipo, el breve desarrollo de una entocrístida en el m1 y su ausencia en los restantes m2 conocidos, indica una importante variabilidad en el desarrollo de este carácter, al menos para el m1 y m2. El hipoconúlido es prácticamente de igual tamaño que el entocónido, y al igual que el m1 corresponde a la cúspide del talónido más posterior.

Los m1 y m2 presentan dos raíces mesiodistalmente comprimidas, una ubicada por debajo del trigónido y otra por debajo del talónido. En vista lateral, la raíz anterior es siempre más robusta que la posterior y más ancha lingualmente que labialmente (esto se vincula con la ubicación más posterior del metacónido respecto al protocónido). A pesar de presentar dientes braquiodontes, las raíces son profundas y alargadas.

El último molar corresponde al más alargado mesiodistalmente (figura 6.XV. y 6.XVI.) El m3 de MLP 93-XII-10-1 presenta un mejor estado de conservación que en el caso del holotipo. Si bien el desgaste ha eliminado buena parte de la superficie del trigónido, los

límites de las cúspides son claramente delimitables. El paracónido es una cúspide grande y voluminosa, si no la más grande, subigual al metacónido. El protocónido, por su parte, es de menor tamaño. La paracrístida es más corta que en el m2 pero describe el mismo trayecto desde el sector distolabial del paracónido al distolabial del protocónido. También se encuentra arqueada, siendo cóncava posteriormente. El paracónido y metacónido, presentan también sus bases fusionadas. El desarrollo de la metacrístida no puede ser inferido debido al desgaste de las cúspides. El metacónido no se encuentra tan desplazado distalmente como en el m1 o m2. El protocónido y el metacónido se encuentran unidos por una corta pero espesa protocrístida. No se observa precingúlido, a excepción de un pequeño reborde mesial y basal a la paracrístida, más evidente labialmente y que se extiende hasta el contacto del hipoconúlido del m2 (muesca hipoconúlida). Al igual que en el holotipo, el talónido se encuentra muy alargado mesiodistalmente, mucho más que el trigónido o que los mismos talónidos de los m1 o m2. En el holotipo el hipoconúlido parece ser la mayor de las cúspides del diente (Bonaparte *et al.*, 1993); sin embargo, esto parece ser un efecto del desgaste sobre este material. En MLP 93-XII-10-1 el hipoconúlido parece corresponder a la cúspide de mayor tamaño. Una fuerte crístida oblicua se encuentra posteriormente separada del hipoconúlido por un valle profundo y contacta mesialmente la cara labial del metacónido. El hipoconúlido prácticamente llena la mitad distal del talónido. En el caso del holotipo se observa una pequeña cúspide entre el hipoconúlido y el entocónido, que no ha podido ser observada en todos los materiales. Si bien el entocónido está muy integrado a una muy fuerte entocrístida, se distingue mejor que en el holotipo de la misma. La entocrístida es alargada pero no contacta la porción posterior del trigónido; por tal motivo, y por que el metacónido no se encuentra tan proyectado distalmente como en el m2, la cuenca del talónido queda abierta lingualmente. Sin embargo el desarrollo bulboso del hipoconúlido y el entocónido llenan prácticamente por completo la cuenca del talónido, quedando esta última restringida a un valle o surco oblicuo entre estas dos cúspides, que termina entre la porción anterior de la entocrístida y la cara distal del metacónido. No existe ningún indicio de postcingulo en el m3. Puntualmente en MLP 90-II-12-67 se observa que el hipoconúlido se encuentra más próximo al margen labial y es subigual en tamaño al hipoconúlido. Además, se observa un breve cingulo labial rodeando la base de estas

cúspides. Existe una pequeña cúspide delimitada por surcos sobre el esmalte entre el hipocónido y el entocónido

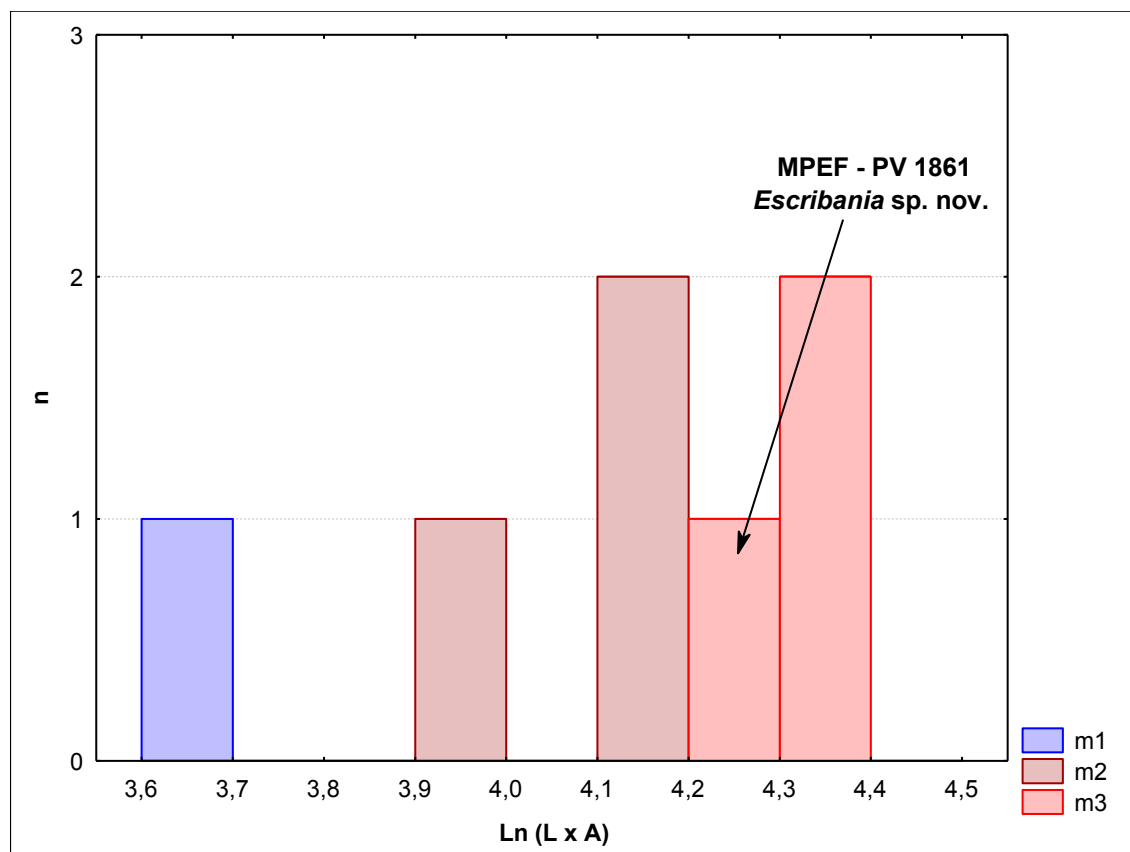


Figura 6.XVI.: Tamaño de la dentición inferior de *Escribania chubutensis* y *Escribania sp. nov.* expresada en mm². En el eje X el Ln del área oclusal, y en el eje Y el número de materiales medidos.

Observaciones y comentarios sobre *Escribania chubutensis*.

Bonaparte *et al.* (1993) reconocen que *Escribania chubutensis*, así como *Raulvaccia peligrensis*, difieren de *Molinodus suarezi*, del Paleoceno Inferior de Tiupampa en Bolivia, además del tamaño (figura 6.XIV.) por el paracónido ubicado algo más lingualmente, la ubicación más separada de las cúspides del trigónido, el “postvallid” más profundo, la bunodoncia menos desarrollada. Estas diferencias fueron interpretadas como un mayor

grado de derivación de las formas de Punta Peligro, las que no obstante fueron incluidas en la misma subfamilia de Mioclaenidae, Kollpaniinae, (Kollpaniinae *sensu* Muizon y Cifelli, 2000). Los Kollpaniinae fueron vinculados a un clado de condilartros bunodontes de la familia Mioclaenidae, que se habrían diferenciado en América del Sur a partir del grupo *Promioclaenus-Bubogonia*, del Paleoceno Inferior de América del Norte (Bonaparte, *et al.*, 1993). *Molinodus* compartiría con este grupo un metacónido distal al protocónido, el hipocónido más anterior que el entocónido, la proximidad del hipoconúlido al entocónido, un incipiente entoconúlido, paracónulos y metacónulos grandes y bien separados, paracíngulo y metacíngulo apenas interrumpiendo el cíngulo labial, el cíngulo lingual casi continuo lingualmente, protocrista con ángulo obtuso dando una apariencia de un protocono elongado (Van Valen, 1988). Sin embargo, en el análisis filogenético realizado por Muizon y Cifelli (2001), los Kollpaniinae parecen compartir un ancestro común más próximo, con la dicotomía no resuelta conformada por *Mioclaenus* y *Ellipsodon*.

Escribania chubutensis es un taxón poco conocido debido a la escasez de sus restos y al sesgo impuesto por el hecho de que los mismos correspondieran únicamente a elementos dentales inferiores: el holotipo, un fragmento de mandíbula izquierda con el m2-3 (Bonaparte *et al.*, 1993); y un molariforme aislado (Gelfo, 1999a). Por tales motivos en el análisis filogenético realizado por Muizon y Cifelli (2000), el árbol de consenso estricto muestra a los Kollpaniinae como una politomía conformada por los géneros tiupampenses (*Molinodus*, *Tiuclaenus*, *Pucanodus*, *Simoclaenus*, *Andinodus*) y *Escribania*. Es probable que esto no sólo sea consecuencia del alto grado de plesiomorfía inherente a la utilización de caracteres dentales, sino que, además, de los 38 caracteres utilizados *Escribania* presenta 27 (71%) de los mismos como entradas faltantes. Estos caracteres corresponden a la dentición superior, la sínfisis mandibular y el calcáneo. La única apomorfía para *E. chubutensis* y las formas de Tiupampa correspondería al desarrollo de una protocrístida cóncava y la inclinación distal del metacónido, cuya base invade ampliamente la cuenca del talónido. Esto se observa particularmente en *Escribania chubutensis* y *Andinodus boliviensis* (Muizon y Cifelli, 2000). Si bien es cierto que el metacónido invade posteriormente la cuenca del talónido, es importante destacar que la protocrístida cóncava, no es un carácter claramente observable en todos los Kollpaniinae, ni tampoco igualmente comparable en toda la serie dentaria. En los m1-2 suele observarse, según el grado de

desgaste, una protocristida algo más recta, mientras que en los m3 es levemente más cóncava o angulosa. En *Escribania chubutensis*, la protocristida suele ser recta y sumamente corta debido a la proximidad del metacónido y el protocónido. Además, *Escribania* no presenta el entocónido y el hipocónido connado o fusionados (Muizon y Cifelli, 2000) sino que constituyen cúspides bien individualizadas e incluso no tan próximas como en las formas de Tiupampa.

La inclusión de información sobre los elementos dentales superiores de *Escribania chubutensis* ha permitido disminuir el grado de incertidumbre en cuanto a las relaciones filogenéticas de este taxón. Estos caracteres permiten referir estos materiales a los Didolodontidae (Gelfo, 2004a). En efecto, *Escribania chubutensis* fue comparado por Bonaparte *et al.*, (1993) con algunos taxones riochiquenses referidos tanto a los Didolodontidae como a los Protolipternidae (en el sentido de Cifelli, 1883a). Las diferencias encontradas fueron interpretadas como debidas al mayor grado de derivación respecto de las formas de Punta Peligro, que sin embargo no serían un impedimento para suponer estrechas relaciones filogenéticas con estos grupos. Los taxones comparados corresponden a *Asmithwoodwardia* (presumiblemente los autores compararon con “A.” *scotti*), con un trigónido más derivado debido a la ausencia del paracónido y al menor desarrollo del entocónido; *Lamegoia conodonta*, donde la dirección de la crístida oblicua se proyecta hacia el protocónido en vez del metacónido y presenta, además, el paracónido bien individualizado, se ubica en una posición levemente más labial; y *Ernestokokenia*, con un trigónido más breve mesiodistalmente y un talónido proporcionalmente más ancho, siendo además el hipoconúlido del m2 más grande y mejor definido (Bonaparte, *et al*, 1993). Es importante destacar que el paracónido se encuentra ausente en “*Asmithwoodwardia*” *scotti*. Los materiales provenientes de Paso del Sapo, Chubut, referidos en este trabajo a *Asmithwoodwardia subtrigona* (Gelfo y Tejedor, 2004) parecen indicar que este carácter podría ser variable y depender en muchos casos del grado de desgaste del trigónido, observándose en ciertos restos un pequeño paracónido adosado al metacónido. En cuanto al entocónido, al menos en los ejemplares estudiados, esta cúspide no parece tener un desarrollo menor en proporción al resto de las cúspides del talónido. *Lamegoia conodonta* presenta, además, una cuenca del talónido no muy amplia ya que se encuentra obturada por el fuerte desarrollo del hipocónido, hipoconúlido y entocónido.

El presente análisis filogenético y los caracteres derivados respecto de los Kollpaniinae sustentan la inclusión del conjunto de los “condilartros” peligrenses en los Didolodontidae.

***Escribania* sp. nov.**

Lámina 12 y tabla de medidas (Anexo)

Holotipo: MPEF – PV 1861, correspondiente a un m3 derecho en buen estado de preservación con las raíces completas.

Hipodigma: solo el holotipo.

Procedencia estratigráfica y Edad: “Banco Negro Inferior”, sección superior del Miembro Hansen de la Formación Salamanca. SALMA Peligrense.

Procedencia geográfica: Todos los restos provienen de 400 metros al oeste de los acantilados costeros de Punta Peligro, al norte de Comodoro Rivadavia, provincia de Chubut, Argentina.

Diagnosis: Didolodóntido con el m3 de tamaño comparable con el tipo del género (figuras 6.XIV., 6.XV., y 6.XVI.) El trigónido solo levemente más ancho que el talónido, 2.7% vs. 13% en *E. chubutensis*. El hipoconúlido se ubica en una posición media y alejado del hipocónido. El entocónido se encuentra bien desarrollado y no se proyecta mesialmente en una entocrístida. La cuenca del talónido se encuentra completamente obliterada por la presencia de una cúspide ubicada entre el hipocónido y el entocónido. El hipocónido es grande y deposición mesial respecto al resto de las cúspides del talónido. El entocónido es más pequeño y algo más distal. El precingúlido se encuentra bien desarrollado desde el sector labial del protocónido a la cara mesiolingual del paracónido. Una espesa y baja postmetacrístida une al hipoconúlido con el hipocónido.

Descripción: El único resto conocido, el m3, presenta las siguientes medidas: largo mesiodistal 11.2 mm, ancho del trigónido y del talónido 6.1 y 5.82 mm, respectivamente. Así como en otros m3 de “ungulados” didolodóntidos, el talónido es considerablemente más alargado que el trigónido. Sin embargo, el diente es más corto mesiodistalmente que en *E. chubutensis* y el trigónido solo es levemente más ancho que el talónido. La posición y distribución de las cúspides es similar a la observada en otros “ungulados” primitivos. El paracónido y el protocónido con un escaso desgaste se encuentran unidos por una baja paracrístida que describe en su trayectoria un semicírculo, sin las interrupciones, aristas o cúspides que se observan por ejemplo en el tipo de *E. chubutensis* donde una pequeña cúspide aparece marcando una arista mesial al protocónido. La protocrístida es corta pero tiene una posición más elevada que la paracrístida. El metacónido presenta evidentes signos de desgaste, y corresponde a la mayor de las cúspides del trigónido. Un precingúlido corre desde la porción labial del protocónido al sector mesiolingual del paracónido. El contacto del hipoconúlido del m2 sobre el m3 se puede inferir a partir de la muesca hipoconúlida, ubicada debajo de la paracrístida, sobre el precingúlido. No obstante a diferencia de *E. chubutensis* (MLP 93-XII-10-1), la muesca no interrumpe la continuidad hacia el sector lingual del precingúlido. Las mayores diferencias con *Escribania chubutensis* se observan sin embargo en el talónido por el número y distribución de sus cúspides. El hipocónido es la cúspide de mayor tamaño, particularmente próxima a la cara distolabial del metacónido y solo separada de ésta por una muy breve crístida oblicua, que parece tener una dirección levemente lingual. El hipoconúlido se ubica posteriormente y equidistante del margen lingual y labial. Una débil y baja hipocrístida se proyecta desde el hipoconúlido al ápice del hipocónido. Esta crístida, se encuentra algo desgastada pero se identifican tres pequeñas cúspides alineadas en su longitud. El cingúlido labial solo está representado por un acotado borde basal al hipocónido. El entocónido está mejor definido que en *E. chubutensis* y no asociado a una gruesa entocrístida. En comparación con lo observado en el resto de los didolodóntidos, el entocónido y el metacónido se encuentran bien separados, la cuenca del talónido no se abre lingualmente debido a la obliteración producida por la presencia de una cúspide ubicada mesiolabial a la base del entocónido y distolingual al margen del hipocónido. La altura de esta cúspide central innominada es, en vista lateral, intermedia entre la mayor del hipocónido y la menor del entocónido (ver lámina 11: figuras 3

y 4). Al igual que en el tipo de *E. chubutensis*, existe una pequeña cúspide lingual al hipoconúlido y separada de ésta por un surco no muy conspicuo. Mesialmente se continúa con el entocónido a través de una conspicua postcrístida.

La raíz del trigónido se encuentra comprimida mesiodistalmente y es algo cóncava posteriormente. La gran raíz por debajo del talónido, en contraste, esta comprimida labio-lingualmente. La arista del ángulo conformado por las raíces anterior y posterior apunta a la cara posterior del trigónido. Distalmente, la raíz del talónido es fuertemente convexa y, contrariamente a lo observado en las raíces del m1 y m2 de *Escribania chubutensis*, el ancho máximo de la misma se encuentra cerca del sector medio de la raíz más que debajo de la corona del diente. Tal como se observa en la raíz distal del m3 de *E. chubutensis*, existe una pequeña depresión sobre la raíz que coincide topográficamente con la separación entre el hipoconúlido y el hipocónido.

Observaciones y comentarios sobre *Escribania* sp. nov.

El material descripto presenta una gran cantidad de caracteres compartidos con *Escribania chubutensis*, diferenciándose por algunas variaciones que parecen justificar su asignación al menos a una nueva especie (Gelfo y Picasso, 2003b). Sin embargo, es importante destacar que muchas de las cúspides que presenta parecen corresponder a cúspides de cierta variabilidad dentro de los didolodóntidos, en cuanto a su presencia o ausencia. Nuevos materiales podrían corroborar esta asignación o incluso validar un nuevo género, lo cual por el momento no parece estar justificado. Por las limitaciones inherentes a la escasa información esta nueva especie no ha sido incluida en el análisis filogenético.

***Paulacoutoia* Cifelli, 1983a**

Paulacoutoia Cifelli, 1983a, p. 3-5, 7, 8-9, Fig. 1. Bergqvist, 1996, p. 280 fig 208, p. 282 fig 211, p. 290, 314, 2002, 183, 185 fig 1, 185, 186 fig 2. Bonaparte *et al.*, 1993, p. 33. Cifelli, 1993, p. 197 fig 15.1 a y b, p. 199 fig 15.3 a, 198. Gelfo, 2004a, p. 480, 481 tabla 1, 482 fig. 2. McKenna y Bell, 1997, p. 365, Muizon y Cifelli, 2000, p. 70, 74-77, 90-92, 97, 98, 102-104 104 tabla 12, 107, 109, 113, 114 fig. 16, 115, 116-199, 119 fig. 17, 121-123, 125-128,

128 fig. 20, 129, 131, 136, 137, 141 tabla 16, 122 fig. 22,. Soria, 2001, p. 135. Thenius, 1988, p. 299. Van Valen, 1988, p. 36

Ernestokokenia (en parte, solo incluyendo *Ernestokokenia protocenica*) Paula Couto, 1952a, p. 361; 1978b, p. 211. Cifelli, 1983a, p.15; 1983b, p. 15 fig. 7 y 8, 25.

Procedencia geográfica, estratigráfica y Edad: Fisuras de relleno de la Formación Itaboraí, São José de Itaboraí, Río de Janeiro, Brasil. SALMA Itaboraiense (Paleoceno Tardío-Eoceno Temprano).

Diagnosis: Didolodóntidos de mediano tamaño, con el P3 simple de contorno triangular, con un paracono principal y un muy suave parastilo anterior y un protocono muy pequeño distolingual. P4 de contorno rectangular, sin metacónulo, con paracónulo ausente o apenas distinguible, protocono voluminoso pero menor que el paracono; metacono pequeño adosado a la cara posterior del paracono. M1/1 a M3/3 con aumento progresivo del tamaño general. Molares superiores sin mesostilo ni cíngulos linguales rodeando el protocono o el hipocono. Con crista preparaconular ausente; postmetacrista proyectada lingualmente. Sínfisis mandibular no fusionada. Molares inferiores con hipocónido grande y cónico extendido en la mitad lingual del talónido por delante del hipoconúlido; entocónido en m1-2 mayor que el hipoconúlido.

Observaciones y comentarios del género *Paulacoutoia*

Originalmente, este género se encuentra fundamentado en una de las especies de *Ernestokokenia* reconocidas por Paula Couto (1952a, 1978a) para el Itaboraiense de Río de Janeiro en Brasil. Cifelli (1983a) consideró que las diferencias con las especies de *Ernestokokenia* provenientes de Patagonia eran sustanciales como para promover su identidad a nivel genérico y de este modo creo los géneros *Paulogervaisia*, sobre la base de *Ernestokokenia protocenica* al que continuó reconociendo como un didolodóntido, y *Miguelsoria*, fundamentado en *Ernestokokenia parayirunhor*, al cual consideró un Litopterna Protolipternidae.

***Paulacoutoia protocenica* Paula Couto, 1952a**

Lámina 14 y tabla de medidas

Paulacoutoia protocenica Cifelli, 1983a, p. 3-5, 7, 8-9, Fig. 1. Bergqvist, 1996, p. 92, 93, 108, 113, 150, 174, 177, 193. Gelfo, 2004a, p. 477, Muizon y Cifelli, 2000, p. 53, 70, 104, 108, 110, 114 fig. 16, 119 fig. 17, 128 fig. 20, 133. Soria, 1989, p. 626, 2001, p. 18, 19;
Ernestokokenia protocenica Paula Couto, 1952a, p. 361; 1978b, p. 211; Cifelli, 1983, p. 15

Holotipo: MN 1430-V correspondiente a un fragmento de maxilar izquierdo con P3-M3¹⁰

Hipodigma: MN 1431-V, fragmento mandibular izquierdo con m1-3 con las raíces del p3-4 y la raíz posterior del p2; MN 1432-V: fragmento mandibular derecho con m3; MN 1433-V: m3 izquierdo; MN 1434-V m3 derecho; MN 1435-V: m2 derecho; MN 1436-V: m2 derecho; MN 1437-V: m2? derecho; MN 1438-V: m2 derecho; MN 1439-V: m2 izquierdo; MN 1440-V: m1 derecho; MN 1441-V: m1 derecho; MN 1442-V: m1 derecho; MN 1443-V: m1 izquierdo; MN 1444-V: m1 izquierdo; MN 1445-V: p4 derecho; MN 1446-V: p4 izquierdo; MN 1447-V: p4 izquierdo; MN 1448-V: p4 izquierdo; MN 1449-V: p3 izquierdo; MN 1450-V: p3 izquierdo; MN 1451-V: M3 izquierdo; MN 1452-V: M3 izquierdo; MN 1453-V: M2 derecho; MN 1454-V: M2 derecho; MN 1455-V: M2 derecho; MN 1456-V: M2 izquierdo; MN 1457-V: M1 derecho; MN 1458-V: M1 izquierdo; MN 1459-V: M1 izquierdo; MN 1460-V: P3 izquierdo; MN 1461-V: P3 izquierdo; MN 1462-V: M2-3 derecho; AMNH: 49819 fragmento mandibular derecho con m2-3; AMNH 49820: P3 izquierdo; AMNH 49821: p4 izquierdo; AMNH 49822: p4 izquierdo; AMNH 49823: cuatro m1 no asociados; AMNH 49824: dos M3 izquierdos y un M3 derecho; AMNH 49825: tres M2 derechos, y un M2 izquierdo; AMNH 49827: un m2 izquierdo y un m2 derecho; AMNH 49829: tres M1 izquierdos; AMNH 55386: astrágalo derecho; AMNH 5539: calcáneo izquierdo; MCT 443 (= DNPM en Cifelli, 1983) astrágalo izquierdo; DGM 345 M: tibia sin epífisis; DGM 388 M: astrágalo izquierdo; DGM 1854 M: porción distal de húmero

¹⁰ El holotipo MNRJ 1430-V correspondiente a un fragmento de maxilar izquierdo con P3-M3, descrito por Paula Couto (1952a) no ha sido encontrado por Cifelli (1983a) en su revisión, quien sin embargo no designa un neotipo. Durante la revisión realizada para el presente trabajo de las colecciones del Museo Nacional de Río de Janeiro y de la Universidad Federal de Río de Janeiro, (repositorio provisorio de los materiales del Museo de Ciencias de la Tierra) en julio de 2004, este material tampoco fue encontrado. El mismo se encuentra aparentemente perdido, por lo cual parece oportuna la designación de un neotipo.

derecho; DGM 968 M: fragmento de maxilar izquierdo con P4-M3; MCT 2150: M2 derecho; MCT 1468: P4 izquierdo; MCT 2148: M1 derecho; MCT 1415, 1729. Los restos dentarios MCN–PV 1688 a 1694 fueron mencionados como pertenecientes a *Paulacoutoia protocenica* (Bergqvist, 1996), pero no pudieron ser analizados ni por lo tanto contrastados en el presente análisis.

Procedencia estratigráfica y Edad: Fisuras de relleno de la Formación Itaboraí. SALMA Itaboraiense (Paleoceno Tardío – Eoceno Temprano)

Procedencia geográfica: São José de Itaboraí, Río de Janeiro, Brasil.

Diagnosis: la misma que para el género.

Descripción: En esta sección sólo se ampliarán y se discutirán cuestiones de la morfología dental ya descrita por Paula Couto (1952a y 1978b); Cifelli (1983a) y del postcráneo reasociado de Bergqvist (1996).

El P3 es un diente simple, de contorno triangular, con un gran paracono y un protocono pequeño ubicado distolingualmente. Si bien no se observan cónulos ni metacono, existe una pequeña cúspide mesial al paracono, correspondiente a el parastilo?, asociada a un filosa preparacrista. La postparacrista desciende desde el ápice del paracono distalmente, y conforma con la anterior un borde filoso. Excepto alrededor del protocono y en la zona mediolabial, el resto de la corona se encuentra rodeado de un cíngulo bajo y crenulado. El P4 por el contrario es más rectangular, con protocono y paracono bulbosos y subiguales, aunque el primero es algo más bajo. A diferencia del P3 un pequeño metacono se encuentra adosado sobre el margen distal del paracono y totalmente unido en su base. No existe cíngulo lingual, el precíngulo se extiende desde la base del protocono hasta un modesto parastilo, que surge como una elevación del precíngulo, que se continúa brevemente mesiolabial al paracono. El parastilo se encuentra mesiodistalmente alineado con el paracono y el metacono. El cíngulo labial se encuentra restringido a la breve extensión mesiolabial mencionada como continuación del precíngulo, ya que se encuentra interrumpido labialmente al paracono (MCT 1468-M). En otros especímenes, aunque se

observa un remanente del cíngulo labial (MCT 968-M). Algo similar ocurre con el postcíngulo, proyectado desde la base distolingual del protocono hasta un incipiente metastilo (?). Una conspicua preprotocrista se proyecta desde el ápice del protocono en dirección mesiolabial pero sin llegar a fusionarse con el precíngulo. Levemente diferenciado, un paracónulo sobresale de esta crista. La postprotocrista es mucho más débil. Los tres molares superiores son de contorno rectangular y aumentan de tamaño del primero al tercero, aunque el M3 en particular suele ser muy variable en tamaño en comparación con el resto (figura 6.XVII.) Ninguno de los molares presenta mesostilo, todos ellos con paracónulo y metacónulo bien formado, y con hipocono presente en todos los molares. Por lo general, el hipocono es de posición distal al protocono. Las únicas excepciones observadas entre los materiales estudiados corresponden a dos M3. El primero de estos, MN-1452-V, presenta el postcíngulo proyectado desde la incipiente zona del metastilo y ensanchado en dirección lingual, pero en ningún momento remata en una cúspide grande y bien constituida. Este cíngulo es levemente crenulado, y presenta en su sector más ancho por detrás del protocono, dos pequeñas protuberancias de las cuales la menor corresponde a la más lingual. Estas protuberancias no llegan a cubrir con sus bases el ancho del cíngulo sino que se restringen a al contacto con la base del protocónido. El otro resto donde tampoco se observa hipocono grande y bien desarrollado, corresponde a MN 1462-V. El postcíngulo de este M3 presenta una morfología muy distinta del anterior. El protocono aparece en este material como una cúspide mucho más aislada en comparación con otros ejemplares donde la proximidad de un hipocono bien desarrollado robustece el sector lingual del diente (MCT 968-M).

En los molares el precíngulo presenta frecuentemente un protostilo bien desarrollado entre el paracónulo y el protocono (por ejemplo en MN 1458-V y MN 1459-V). La cuenca del trígono suele ser en los M1-2 amplia por la ausencia de las cristas postparaconulares y premetaconulares; en el M3 su reducción se debe fundamentalmente al acortamiento labiolingual de la mitad distal del diente, como en la gran mayoría de los didolodóntidos. Los cónulos son solo algo menores en tamaño que el paracono y el metacono, que suelen aparecer alineados mesiodistalmente, a excepción de la posición más lingual del metacono del M3 por el fenómeno antes mencionado.

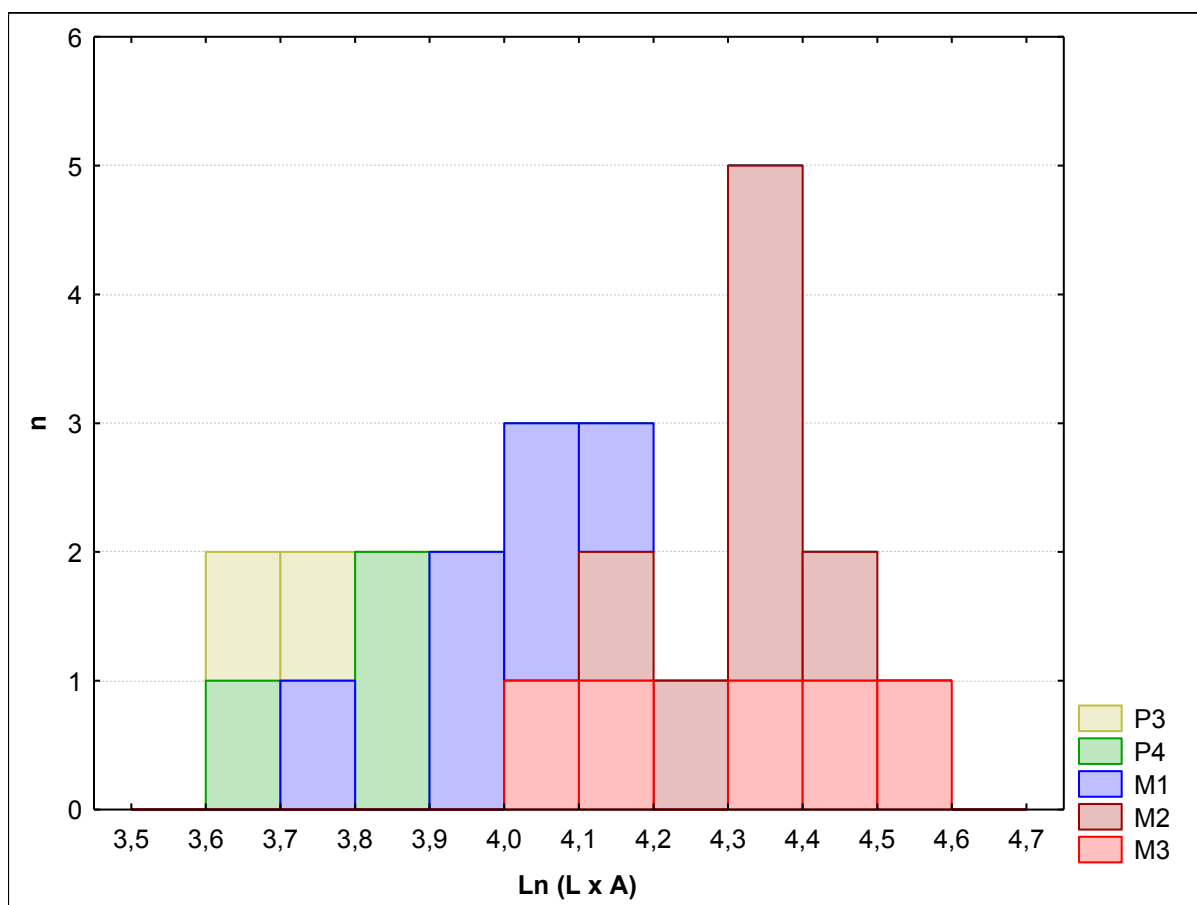


Figura 6.XVII.:Tamaño de los molares superiores de *Paulacoutoia protocenica* expresada en Ln (ancho x largo) y el número de materiales medidos (n). Todas las medidas del eje X en milímetros²

La centrocrista que une al paracono y al metacono no se encuentra proyectada labialmente sino que es recta. Si bien no existe mesostilo, cabe destacar que en el M3 de MN 1462-V existe una muy pequeña protuberancia asociada a la centrocrista.

La dentición inferior muestra un p4 con trigónido bien conformado en la mayor parte de los materiales. El protocónido es la cúspide más voluminosa y proyecta una afilada paracrístida hacia un muy pequeño paraconónido, que incluso se encuentra ausente en algunas formas (MN 1446-V, si bien este material parece haber sufrido transporte, la ausencia del paraconónido no parece ser consecuencia de este proceso). El metaconónido es una cúspide grande ubicada algo distal respecto del protocónido y algo más baja que esta última. La cuenca del trigónido se abre mesiolingualmente por ausencia de una metacrístida, mientras que distalmente una protocrístida en forma de “V” apenas insinuada conforma el límite posterior del trigónido. El trigónido del p4 es claramente más elevado que

el talónido (esta diferencia de altura está especialmente acentuada en MN 1445-V). Existe un breve precingúlido muy breve, lingual al débil paracónido. El talónido es muy corto en comparación con el trigónido. Presenta dos cúspides bien diferenciadas de las cuales la labial parece corresponder al hipocónido por presentar una crístida oblicua asociada, que se proyecta anteriormente hacia el vértice de la protocristida. Lingual a la crístida oblicua se distingue un breve talónido, enmarcado por un surco transversal que limita el borde anterior de la cúspide distolingual. El flanco posterior del hipocónido presenta un postcingúlido (levemente crenulado en MN 1445 V), pero no se extiende lingualmente.

Los molares inferiores muestran el mismo patrón de aumento de tamaño desde el primero al tercero observado en los superiores. El paracónido suele encontrarse fuertemente integrado al metacónido, generalmente algo desplazado sobre la cara mesiolabial de esta cúspide más que anterior a la misma. El paracónido se distingue claramente en el m3 en donde conforma una cúspide más voluminosa. La cuenca del trigónido esta conformada por un corto pero profundo surco que se proyecta mesiodistalmente desde la protocristida a un punto ubicado en la porción media de la paracrístida. La paracrístida es por lo general mucho más baja que la protocristida. La paracrístida es cóncava posteriormente, pero es levemente distinta de lo observado en otros didolodóntidos o en kolpaninos, puesto que en un molar con poco desgaste (MN 1439-V) puede observarse que desde el ápice del protocónido se proyecta recta en primera instancia mesiolabialmente, para luego ir curvándose mesiolingualmente describiendo un arco que termina en un segmento más o menos recto sobre la cara anterior del paracónido. En materiales usualmente más desgastados, tales como (MN 1435-V), la paracrístida se conserva en una extensión mucho más reducida, limitada a la porción más mesial. El precingúlido es muy débil y poco evidente en el m1, aunque es robusto y evidente en toda la cara anterior en el m2 y m3. Pero en ningún caso alcanza totalmente el extremo más lingual del diente.

Los talónidos de los m1 y m2 son levemente más anchos que los trigónidos (figura 6.XVIII.). En el m1 el talónido se encuentra abierto lingualmente, no existiendo entocrístida desarrollada. El hipocónido es la cúspide más voluminosa que se ubica solo levemente más mesial respecto del entocónido. El hipoconúlido, algo más desplazado posteriormente, parece ocupar una posición central, y solo se encuentra algo más próximo al entocónido;

tanto en el m1 como en el m2 es la cúspide más pequeña del talónido. La crístida oblicua es baja y redondeada, apenas marcada, sin cúspides accesorias asociadas. Se proyecta desde la base anterior al hipocónido en línea recta hacia la cara más labial del metacónido.

El m2 conserva las características mencionadas ya para el m1. El postcingúlido suele ser en los dos primeros molares más extenso y mejor desarrollado labialmente al hipoconúlido.

El m3 presenta en cambio, algunos rasgos particulares. El talónido está fuertemente alargado en sentido mesiodistal, ubicándose el hipoconúlido muy por detrás del resto de las cúspides del talónido. En este caso el trigónido es más ancho que el talónido y presenta, como se dijo anteriormente, un paracónido más grande y voluminoso. La cuenca del trigónido es también más amplia que en los molares precedentes. La cuenca del talónido es grande y su abertura lingual es muy amplia debido a la gran separación entre el metacónido y el entocónido, así como a la ausencia de entocrístida. No se diferencia hipocrístida ni postcrístida, y el hipoconúlido parece estar desvinculado del resto de las cúspides del talónido, rodeado por surcos basales. El ejemplar MN 1433-V, correspondiente a un m3 izquierdo, en particular presenta algunas variaciones por el contacto de la crístida oblicua debajo de la arista de la protocrístida y no del lado labial del metacónido; presenta, además, tres pequeñas cúspides supernumerarias. La mayor y más posterior sobre la cara lingual del hipocónido, otra sobre la cara posterior del metacónido, y la más pequeña entre estas dos.

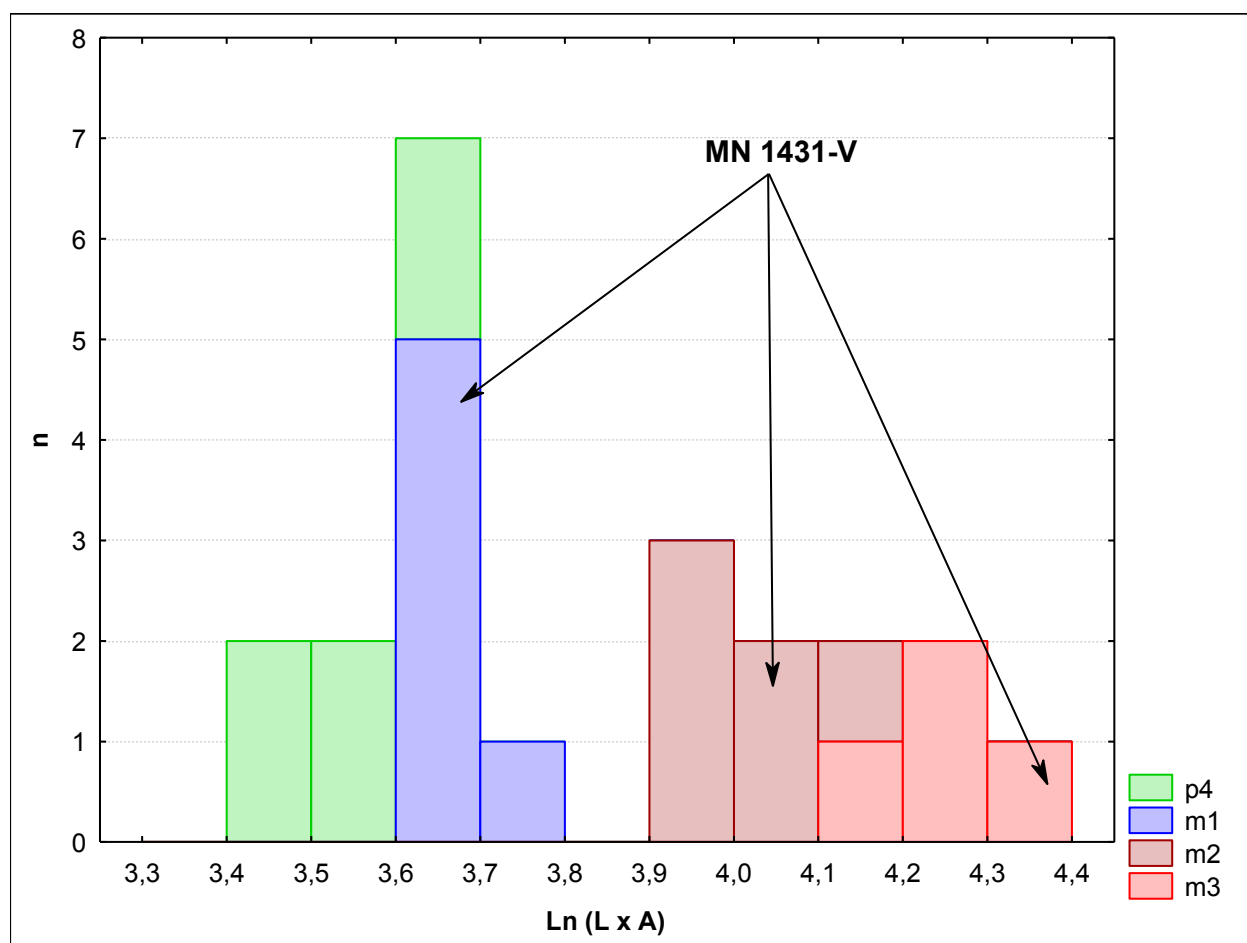


Figura 6.XVIII.: Tamaño de la dentición inferior de *Paulacoutoia protocenica* expresada en mm². En el eje X el Ln del área oclusal, y en el eje Y el número de materiales medidos.

Los únicos restos postcraneos reasociados a húmeros para *Paulacoutoia protocenica* corresponden a dos epífisis distales. Estas se caracterizan por presentar una cresta medial de la tróclea con importante diámetro mesiodistal, y por la presencia de una cresta supratroclear larga y convexa (Bergqvist, 1996). La fosa olecraneana es amplia y aloja un importante foramen supratroclear. La cresta supinatoria se encuentra más desarrollada que lo observado para los litopternos. En líneas generales, las epífisis son más estilizadas que aquellas de *Phenacodus primaveus* (AMNH 15262) recordando la de *Phenacous vortmani* (AMNH 4378).

Observaciones y comentarios sobre *Paulacoutoia protocenica*

Originalmente, Paula Couto (1952a) mencionó que el M3 de *P. protocenica* carece de hipocono (*sic*). Esto podría corresponder a una observación sesgada fundamentada en MN 1452-V, mencionado en la descripción, pero de ningún modo al conjunto de los restos estudiados.

Los elementos postcraneales asignados a *Paulacoutoia protocenica* a través de reasociación (Cifelli, 1983b; Bergqvist, 1996) deben ser confirmados por el descubrimiento de material postcraneano en asociación directa. Se aceptan en este trabajo como válidas con las reservas del caso y de modo provisorio.

***Lamegoia* Paula Couto, 1952a**

Lamegoia Bergqvist, 1996, p.108, 178, 280 fig 208, 282 fig 211, 286, 290, 314, 2002, p. 183, 185 fig 1, 186 fig 2, Bonaparte *et al.*, 1993, p. 33. Carroll, 1988, p.639. Cifelli, 1993 p. 198. Gelfo, 2004a p. 478, p. 481 tabla 1. Lavocat, 1958, p. 23. McKenna, 1956 p. 739, 741. McKenna y Bell, 1997, p.365. Muizon y Cifelli, 2000, p. 70, 73- 76, 91, 92, 103, 115, 116, 118, 121, 122 fig. 19, 124, 125, 129, 130, 137, 141 tabla 16, 142-143 fig a, b,c,d, 144. Paula Couto, 1952a, 363, 364, 365 fig 32: 6-8, 1978, p. 213, 1979, p. 359-361. Reig, 1981, p. 45 . Romer, 1967, p. 385. Soria 2001 p. 135. Van Valen, 1978, p. 656 fig 4.

Tipo: *Lamegoia conodonta* Paula Couto, 1952a

Procedencia geográfica, estratigráfica y Edad: Fisuras de relleno de la Formación Itaboraí, São José de Itaboraí, Río de Janeiro, Brasil. SALMA Itaboraiense (Paleoceno Tardío – Eoceno Temprano).

Diagnosis: Didolodóntidos de gran tamaño, aunque menor que *Paulogervaisia*. El último premolar superior hipertrofiado, mayor que los dos primeros molares. La crista preparaconular de los molares ausente. Molares con paracónulo y metacónulo de gran

tamaño. Los dos primeros molares superiores sin cóngulo lingual; con cóngulo labial conformado por un pequeño reborde basal sin ningún tipo de interrupción. El M3 con un cóngulo lingual presente rodeando al protocono y al hipocono. Molares inferiores con paracónido grande y voluminoso de tamaño comparable al metacónido. La crístida oblicua de los molares está orientada anteriormente desde el hipocónido al protocónido.

***Lamegoia conodonta* Paula Couto, 1952a**

Lámina 14 y tabla de medidas

Lamegoia conodonta Bergqvist, 1996, p. 92, 94, 109, 151, 178, 193, 202. Paula Couto, 1952a, 364; 1978, p. 213. Cifelli, 1983, p. 198. Muizon y Cifelli, 2000, p. 50, 54, 70, 73 fig. 6, 75, 122 fig. 19. Soria, 2001 p. 18, 19.

Holotipo: MN 1463-V m2 izquierdo.

Paratipos: MN 1464-V: M1 izquierdo; MN1465-V: M2 derecho.

Hipodigma: el holotipo, los paratipos, MN 1842-V: P4 izquierdo; MN 1841-V: p4 derecho; MCT 1490: M3 izquierdo; MCT 1487 m1 izquierdo; MCT 1489: p4 izquierdo; MCT 1486: fragmento de molar inferior (probablemente un m3) izquierdo con el trigónido completo y parte del talónido conservando el hipocónido y la sección lingual a esta cúspide. MN 1864-V: fragmento indeterminado de diente; MCN-PV 1417 corresponde a un diente citado como *Lamegoia conodonta* (Bergqvist, 1997) que no fue observado en esta revisión. Entre el postcráneo reasociado a este taxón se encuentran: DGM 1949; DGM 33-7-M: fémur izquierdo; DGM 940-M: astrágalo derecho; MCT 1833M: mitad proximal de ulna izquierda sin epífisis del olécranon; MCT 2313M: porción distal de húmero derecho; MCT 2326M: ulna derecha incompleta sin epífisis del olécranon; MCN 1357: calcáneo derecho; MCN 1359: astrágalo derecho; MCN 1760: ectocuneiforme izquierdo; MCN 1761: ectocuneiforme izquierdo derecho; MCN 1826: navicular derecho; MCN 1827: navicular izquierdo; AMNH 5589: calcáneo izquierdo.

Diagnosis: la misma que para el género.

Descripción: En esta sección sólo se ampliarán y se discutirán cuestiones de la morfología dental ya descrita por Paula Couto, (1952a, 1978b).

El cuarto premolar superior presenta un paracono voluminoso y un metacono igualmente grande adosado distalmente. El protocono también es de gran tamaño aunque algo menor. No existe cíngulo lingual en la base del protocono. El paracónulo es amplio y se encuentra vinculado con el protocono a través de una importante preprotocrista. El primer molar superior presenta un contorno prácticamente cuadrado. El precíngulo es grueso, un protostilo mesiolingual al paracónulo y mesiolabial al protocono. Lingualmente, el precíngulo se continúa brevemente sobrepasando dicha cúspide hasta la base del protocónido. Labialmente, el precíngulo se eleva a la altura de un pequeño parastilo y desciende en continuidad con un muy débil y continuo cíngulo labial. Distal al metacono dicho cíngulo se contacta con un robusto postcíngulo que presenta gran cantidad de crenulaciones y se eleva lingualmente hacia el ápice del hipocono. El protocono y el hipocono son las cúspides más voluminosas seguidas por el paracono, metacono y los cónulos, que son de gran tamaño en relación a los que se observa en otros didolodóntidos. El protocono se vincula con el hipocono a través de una cresta gruesa, pero no se observa postprotocrista hacia el metacónulo. Una muy débil preprotocrista se proyecta hacia el paracónulo. Los voluminosos cónulos no parecen tener asociadas ningún tipo de cristas. Esto se observa en otros didolodóntidos, pero en general se conserva medianamente desarrollada la cresta preparaconular la cual también está ausente. El paracono y el metacono están prácticamente alineados mesiodistalmente, la centrocrista es recta y no hay indicios de ningún mesostilo. El paracono y paracónulo se encuentran alineados labiolingualmente formando una línea mesial al protocono, mientras que el metacónulo y el metacono la forman distal a esta cúspide pero algo distal al hipocono.

La morfología del M2 conserva en general la misma distribución de las cúspides pero con algunas variantes. En efecto, la posición más lingual del metacono respecto del paracono modifica el contorno general del diente que es, en este caso más rectangular, y con el eje mayor en sentido labiolingual. El precíngulo, el cíngulo labial y el postcíngulo se continúan alrededor del diente, pero aquí son mucho más finos, y parecen interrumpirse

muy brevemente labialmente al paracono. Los cónulos continúan alineados con el paracono y metacono, pero el hipocono queda en este caso mesial al eje que conforman el metacono y el metacónulo. El hipocono es una cúspide proporcionalmente más pequeña que lo observado en el M1 y fuertemente adosada al protocono. Por otra parte, no guarda relación directa con el postcíngulo, tal como ocurría en el molar precedente, sino que el mencionado cíngulo termina distal al hipocono y en su base. Además del protostilo, existen otras cúspides accesorias. Una de estas cúspides se ubica sobre la cara lingual del metacónulo en dirección al hipocono. Posterior a esta cúspide, pero sobre el postcíngulo, aparece otra pequeña cúspide que no llega a interrumpir la continuidad del postcíngulo.

El M3 presenta un contorno trapezoidal, siendo la mitad posterior del diente más corta en sentido labiolingual, y ubicándose el metacono en una posición marcadamente más lingual que el paracono. El tamaño de las cúspides guarda prácticamente las mismas relaciones que en los molares precedentes, pero el paracónulo se ubica algo más mesial que el paracono, y este último que el protocono. Existe un cíngulo completo que rodea toda la base del diente; incluyendo el margen lingual del protocono, lo que difiere de los molares precedentes. El postcíngulo es muy corto a consecuencia del contorno general del diente; no contacta directamente al cíngulo lingual sino que se proyecta desde el hipocono, más o menos recto en contraste con el precíngulo, en dirección labial. Tanto el paracono como el metacono se encuentran limitados por un cíngulo labial que se continúa con los cíngulos anterior y posterior. El esmalte de este diente, y sobre todo el extenso cíngulo, se encuentra crenulado.

En cuanto a la dentición inferior cabe destacar que el p4 recuerda el tipo de molarización que se observa en *Didolodus multicuspis*. En relación al tamaño del P4, que se encuentra claramente hipertrofiado, el p4 es pequeño. A diferencia de los materiales estudiados de *Periptychus carinidens*, donde ambos P4/4 se encuentran hipertrofiados, en *Lamegoia* este proceso parece haber sido predominante en el P4, no siendo el p4 mayor que el m1. En el p4 la paracrístida es robusta y alta pero no se reconoce un paracónido mesial al metacónido. Esta última cúspide es grande y voluminosa, ubicada algo más posterior que el protocónido. Existe un corto precingúlido muy basal en el trigónido. El talónido es corto mesiodistalmente y algo más angosto que el trigónido. Presenta un hipocónido grande y voluminoso que prácticamente llena la totalidad de la superficie del

talónido. La corta crístida oblicua no se proyecta mesiolingualmente entre el protocónido y el metacónido como indica Paula Couto (1952a), sino que se proyecta mesialmente hacia el protocónido, tal como se observa también en los molares.

Los molares inferiores presentan pequeñas rugosidades a modo de pequeñas cúspides en el esmalte sobre la cara distal del trigónido y en el talónido. La estructura general es conservadora, con un paracónido grande y bien diferenciado del metacónido, ubicado mesiolabialmente a esta última cúspide. La paracrístida se encuentra levemente arqueada distalmente pero es más corta que en otros didolodóntidos. En los tres molares el precingúlido es corto pero bien marcado, y no se extiende ni labial ni lingualmente. El postcingúlido solo se encuentra desarrollado hacia el sector labial desde el hipoconúlido, formando un leve y corto escalón en la porción distal del hipocónido. La crístida oblicua se proyecta, a diferencia de todos los didolodóntidos, mesialmente hacia el protocónido. El entocónido parece ser doble en uno de los restos estudiados (MN 1463-V), pero no se observa un indicio de entocrístida. En el m2 el largo del talónido y la superficie de la cuenca del talónido son mayores que en el m1. Posiblemente sea también mayor aún en el m3 (MN 1486-V presenta el talónido partido posteriormente) considerando el tamaño del M3. En los dos primeros molares el entocónido es tan mesial como el hipocónido, siendo el hipoconúlido algo más distal y de menor tamaño.

Observaciones y comentarios de *Lamegoia conodonta*

Los elementos postcraneales asignados *Lamegoia conodonta* a través de reasociación (Cifelli, 1983b; Bergqvist, 1996) necesitan una contrastación final en relación a su pertenencia a esta especie. El descubrimiento de restos dentales y postcraneales asociados despejaría las dudas tal como ocurre en *Paulacoutoia protocenica*. Se aceptan aquí con las reservas del caso como hipótesis de trabajo

***Xesmodon* Berg, 1899**

Glyphodon Roth, 1899 p. 383 (**nec** *Glyphodon* Günter, 1858). Simpson, 1936d, p. 69, 73 [como sinónimo de *Xesmodon*] ;

Xesmodon Berg, 1899, p. 79 [para reemplazar a *Glyphodon* preocupado]. Simpson, 1936d, p. 69, 73; 1945, p. 125; 1948, p. 117, 118, 123, 132-140. Odreman Rivas 1969 p. 62. Cifelli, 1983a, p. 16, 19, 20, 24, 27. Soria 2001 p. 13, 15, 16, 27, 132, 134, 158. Paula Couto 1979 p. 364, 365. Mc Kenna y Bell, 1997 p. 454.

Tipo: *Xesmodon langi*, Roth, 1899.

Procedencia geográfica, estratigráfica y Edad: probablemente Formación Musters, Cañadón Colorado, provincia de Chubut, Argentina. SALMA Mustersense.

Diagnosis: Didolodóntido de mediano a gran tamaño, con los últimos molares superiores con ancho similar, con el paracono en el M2 marcadamente mayor que el metacono, y con la crista preparaconular contactando al precíngulo en el punto del parastilo.

Observaciones y comentarios sobre *Xesmodon*

A diferencia de la mayoría de los didolodóntidos conocidos mayoritariamente por dientes aislados, *Xesmodon* se conoce por un fragmento craneal, aunque desafortunadamente solo por esta pieza. Simpson (1948) observó que *Megacrodon planus* de Roth (1899), especie tipo del género, pertenecía a *Polymorphis*, mientras que una segunda especie *Megacrodon prolixus* no podía ser referida a este último género ni a ningún otro en donde se conozcan los p3-4, únicos restos referidos a este taxón. Debido a que *Megacrodon prolixus* era de dimensiones similares a las de *Xesmodon langi*, y que ambos presentaban una morfología dental bunodonte comparable al de los “condilartros”, así como determinados rasgos comparables con los Litopterna, consideró la nueva combinación ?*Xesmodon prolixus*. Hasta el momento, no existen nuevos datos que confirmen esta asignación, que también es considerada de igual modo por Soria (2001),

aunque Simpson (1948) ubica a *Xesmodon* como un Proterotheriidae, y este último como un Didolodontidae. Mayores comentarios sobre las especies de *Megacrodon* se brindan a continuación.

***Xesmodon langi* Roth, 1899**

Lámina 15 y tabla de medidas

Xesmodon langi Pascual y Odreman Rivas, 1971, p. 381. Simpson, 1936d, p. 69, 73; 1967, p. 249; 1948, p. 117, 118, 123, 132-140; 1967, p. 249.

Glyphodon langi Roth, 1899 p. 383. *Xesmodon* Berg, 1899, p. 79 [para reemplazar a *Glyphodon* preocupado],

Holotipo: MLP 12-1481 cráneo parcialmente conservado con el M2-3 izquierdos y M3 derecho (Colección Roth).

Procedencia estratigráfica y Edad: Miembro Puesto Almendra de la Formación Sarmiento, SALMA Mustersense (Eoceno Tardío).

Procedencia geográfica: Gran Hondonada y Cerro Humo o Colhué Huapi Norte, provincia de Chubut.

Diagnosis: La misma que para el género.

Descripción: Los molares superiores son comparables a los de *Didolodus*, con el paracono y metacono algo comprimidos, el precíngulo presente, el hipocono conformando una gran cúspide asociada al postcíngulo, con paracónulos y metacónulos bien desarrollados y subiguales. El mesostilo es muy pequeño, más similar a lo observado en *Paulogervaisia inusta*. Con parastilo y metastilo de reducido tamaño. Los elementos dentales referibles a este taxón son escasos, y consisten en la porción externa del M2, la mayor parte del M3 del lado izquierdo y el M3 derecho. Parte del cráneo se conoce, aunque con escaso grado de

preservación, ya que el material se encuentra muy deformado y ha sufrido con posterioridad a las observaciones de Simpson (1948) un importante deterioro, en particular en el sector posterior de los arcos zigomáticos.

Las regiones craneal y facial del cráneo son aproximadamente iguales, las largas orbitas se ubican cerca de la región media del cráneo. No se han preservado los premaxilares, pero Simpson (1948) infiere que su extensión dorsal ha sido corta. Por otra parte, deduce que las emarginaciones entre los premaxilares y los nasales han sido superficiales, extendiéndose los nasales hasta el extremo del hocico –de un modo similar a lo que ocurre con *Phenacodus*. Los nasales se encuentran constreñidos en la parte media y son más expandidos anteriormente. Si bien la región del yugal, maxilar y lagrimal se encuentra relativamente bien preservada en el sector derecho, es muy difícil identificar las suturas (no observadas en la descripción de Simpson) . El canal infraorbital pudo haber sido doble internamente pero se observa una única salida. La región frontal es plana y tabular, casi equidimensional, siendo el ancho algo mayor. Existen dos importantes forámenes vasculares cerca de la línea media de cada frontal. El proceso postorbital es largo, plano, pero sin un proceso correspondiente hacia el arco zigomático. El paladar es ancho, las coanas son angostas y se extienden hacia delante entre las partes posterior es de los últimos molares. La cresta pterigoidea cae en dos proyecciones, una casi a la mitad del inicio de la expansión basicraneal, y otra al final de la cresta como tal. Las desviaciones del basioccipital y del basiesfenoides son muy suaves, y no existen forámenes craneales identificables. Desde el techo de la coana, un amplio surco o arruga corre hacia la región auditiva en ambos lados. No existe seno epitimpánico, al menos como el que presentan en esa posición los Notoungulata, o una bulla o seno hipotimpánico. El meato auditivo sale a través de una gran muesca ósea bien definida. Mesialmente existe un abrupto y prominente proceso postglenoideo, y posteriormente un proceso postimpánico (que puede estar involucrando también el proceso paraoccipital). El foramen mágnun, la cresta lambdoidea y sagital se encuentran rotos.

Observaciones y comentarios sobre *Xesmodon langi*

Simpson (1948) especuló sobre la posibilidad de que *Xesmodon langi* y *Paulogervaisia* sean en efecto sinónimos, y concluyó que encontrándose ambos taxones

tan pobremente caracterizados no existían elementos firmes para determinarlo. Reconoció las estrechas similitudes dentales de *Xesmodon* con los didolodóntidos, no obstante lo ubicó entre los Protheroetheriidae. En su intento por ubicar taxonómicamente este grupo sobre la base de sus afinidades, destacó que el material no brindaba mayores elementos para compararlo con los cráneos de “condilartros” de América del Norte o con el de Litopterna más avanzados. Destacó, sin embargo, que el aspecto general del material es más primitivo que lo observado en cualquier Litopterna, con los nasales aparentemente no retraídos, las órbitas abiertas por detrás y el aspecto facial general y las proporciones craneales comparables a la de los “condilartros” del Hemisferio Norte. Por otro lado señaló que el fuerte proceso postorbital, el prominente foramen vascular en los frontales, así como el aspecto general es similar al de los litopternas. Simpson (1948) consideró que de ser un Litopterna correspondería a una forma más primitiva y ancestral, tanto de un Protheroetheriidae como de un Macraucheniidae. En la opinión de Simpson (1948) la existencia de un animal de estas características confirma la derivación directa de los Litopterna de los “condilartros” de tipo fenacodontoideos. Desde la importante descripción de los materiales realizada por Simpson (1948) hasta el presente el material tipo ha sufrido un grave deterioro (compárese lámina 14 figuras 1 y 2 de este trabajo, con la figura 3 de la lámina 13 de Simpson, 1948) que determinó la rotura y pérdida de la mayor parte de la porción posterior de las arcadas zigomáticas derecha e izquierda, y parte del basicráneo. Por tal motivo, no se realiza una redesccripción de este material que no podría dadas las circunstancias, brindar nueva información.

***Salladolodus* Soria y Hoffstertter, 1983**

Salladolodus Soria y Hoffstertter, 1983, p. 267-269 Fig.: p 268 (no numerada en dicho trabajo). MacFadden *et al.*, 1985, p. 240. Cifelli y Villarroel, 1997, p. 285. Soria, 2001, p. 135. Mc Kenna y Bell 1997, p. 365

Tipo: *Salladolodus deuterotheroides* Soria y Hoffstertter, 1983.

Procedencia geográfica, estratigráfica y Edad: “couches” de Salla (Oligoceno Superior), provincia de Loaza, Bolivia. Los datos conocidos no permiten determinar si los restos referidos a este taxón provienen de los denominados Bancos Superiores de Salla o los Bancos Inferiores de Salla. SALMA Deseadense.

Diagnosis: Didolodóntido grande, P4 con importante grado de molarización, con paracono y metacono tan separados como en los molares; paracónulo grande y bien desarrollado; metacónulo pobremente desarrollado en el P4 y ausente en los molares. Hipocono en el M3 como una pequeña protuberancia en el postcángulo.

Salladolodus deuterotheroides Soria y Hoffstertter, 1983

Lámina 15

Salladolodus Soria y Hoffstertter, 1983, p. 267-269 Fig.: p 268 (no numerada en dicho trabajo). MacFadden *et al.*, 1985, p. 240. Cifelli y Villarroel, 1997, p. 285. Soria, 2001, p. 135

Holotipo: MNHN SAL 266 M3 izquierdo

Paratipo: MNHN SAL 267 M2 izquierdo

Hipodigma: El holotipo, el paratipo y MNHN GB 086 P4 y M1 izquierdo

Diagnosis: La misma que para el género por ser monotípico

Descripción: Solo se conoce para esta especie la dentición superior desde el P4 al M3 a

partir de tres restos aislados¹¹. Las cúspides son bunodontes y no hay marcados indicios de selenodoncia, más allá de la dirección labial de la centrocrista, proyectada hacia el mesostilo.

El P4 presenta un alto grado de molarización, encontrándose el paracono y el metacono bien desarrollados y tan separados como en los molares. La centrocrista es recta, no existe mesostilo, pero si un abultado metastilo distolabial al metacono y vinculado con esta última cúspide a través de una fuerte postmetacrista. El protocono es voluminoso y se contacta con un paracónulo a través de una corta y baja preprotocrista. No hay hipocono. El metacónulo es marcadamente más pequeño y apenas se diferencia de la postprotocrista. Una crista preparaconular se proyecta hacia el extremo mesial del paracono, pero aparentemente sin fusionarse con el precíngulo. No hay crista postparaconular ni premetaconular. El desgaste no permite establecer con precisión si existe una crista postmetaconular robusta que se proyecta posteriormente desde el metacónulo, uniéndose al postcíngulo en una posición marcadamente distolingual al metacono; o si se trata de una cúspide asociada al postcíngulo que contacta posteriormente al metacónulo. El precíngulo no presenta cúspides accesorias y se extiende lingualmente sobre la base del protocono elevándose hacia su ápice pero sin contactarlo. Lo mismo se observa en relación con el postcíngulo, que se extiende desde el metastilo hasta la base lingual del protocono. No existe un verdadero cíngulo lingual continuo. Si bien la cara labial del paracono se encuentra partida en MNHN GB 086, el cíngulo labial parece ser continuo debido a que mantiene un importante grosor desde el metastilo hasta donde se encuentra partido.

El M1 conservado presenta un importante desgaste y la porción labial del diente partida. Solo se ha conservado el margen de esmalte externo del protocono y del hipocono, la porción lingual del precíngulo, parte del metacónulo, y la cara distolingual del metacono. El resto de la superficie se encuentra representada por una superficie continua de dentina. A diferencia del P4, el hipocono se encuentra presente, conformando una cúspide grande y

¹¹ Sin embargo, el Dr. Richard Madden de la Duke University y el Dr. Bruce J. MacFadden de Florida Museum of Natural History en una comunicación personal comentaron la posibilidad de que más materiales hayan sido colectados en campañas posteriores. En el registro de campo para 1996 aparece: "Bol 96-213 ?*Salladodus*, right max fragt with 3 teeth, Tapial Pampa Este, Nivel 5". Este material debería estar en La Paz, Bolivia ya que fueron enviados al Museo de Historia Natural de La Paz, en donde no se han localizado hasta el momento, según informó el Dr. Bernardino Mamani encargado de las colecciones paleontológicas del mencionado museo.

voluminosa. Esta cúspide se encuentra lingualmente separada del protocono por un surco vertical. En vista lingual se observan dos raíces marcadamente divergentes, una vinculada al protocono y otra al hipocono. El precíngulo es muy ancho anteriormente al protocono, no se continúa en un cíngulo lingual sino que parece ascender hacia el ápice del protocono.

El M2 presenta un precíngulo bien desarrollado, continuado en un cíngulo labial y en un postcíngulo. El cíngulo labial no se interrumpe a la altura del mesostilo, esta cúspide es de menor tamaño que la observada en las especies referidas a *Didolodus* y no se encuentra en una posición tan distolabial como en estos. La preparacrista se proyecta mesiolingualmente mientras que la postmetacrista lo hace algo distolabial. El paracono y el metacono son subiguales en tamaño pero la última se ubica en una posición más labial. La centrocrista se proyecta labialmente hacia el mesostilo. En concordancia con la importante reducción observada en el metacónulo del P4 en el M2 dicha cúspide está ausente. La baja y redondeada postprotocrista se proyecta en dirección a la base del metacono. El paracónulo, por su parte, es voluminoso y proyecta una conspicua crista preparaconular hacia el punto de intersección entre la preparacrista y el precíngulo. No existe crista postparaconular. El hipocono, desarrollado claramente como una cúspide del postcíngulo, presenta un importante desarrollo. Su porción labial se extiende en una suave pendiente hasta la base del metacono, limitado mesiodistalmente por la postprotocrista. Protocono e hipocono se encuentran separados por un surco lingual; entre estas cúspides se observa una pequeña cúspide, baja y redondeada. El postcíngulo es más corto que el precíngulo debido al importante desarrollo del hipocono. Se extiende desde el ápice del hipocono hasta el mesostilo, que se contacta también con la postmetacrista.

El M3 es el diente más corto mesiodistalmente, de aspecto trapezoidal como en muchos didolodóntidos. El paracono es marcadamente más labial que el metacono y de mayor volumen. El precíngulo, al igual que en el M2, es recto y no muestra cúspides asociadas, como las que se encuentran en muchos didolodóntidos sobre el precíngulo mesiolingual al paracónulo. Se extiende desde el parastilo, que también contacta a la preparacrista, hasta el extremo anterior del protocono, donde se eleva y engrosa suavemente. No se observa más que un escaso cíngulo labial que se extiende desde el parastilo hasta la porción media de la base del paracono. El mesostilo es una cúspide pequeña. No se observa metastilo ni metacónulo. El paracónulo sin embargo es una

cúspide importante, con una crista preparaconular proyectada hacia el parastilo pero sin quedar unido a esta cúspide ni fusionarse al precíngulo. El postcíngulo se extiende desde un hipocono de menor tamaño que en el M2 hacia el sector labial, descendiendo hasta la base del metacono y confundiéndose con la base labial de esta cúspide. Si bien no existe un cíngulo lingual, se observa una pequeña repisa en la base entre el protocono y el hipocono. Topográficamente se ubica en la misma posición que la cúspide lingual entre el protocono y el hipocono en el M2.

Observaciones y comentarios sobre *Salladolodus deuterotheroides*

Soria y Hoffstetter (1983) vincularon este taxón con las formas casamayorenses de *Ernestokokenia*. Consideraron que las afinidades morfológicas con el “grupo *Didolodus*” ejemplificado en el taxón homónimo eran en efecto menores, debido al precoz grado de especialización de esta forma, donde si bien existe un mesostilo comparable en los molariformes, se observaba un hipocono de gran tamaño en el M3 que consideraron excluyente para dar origen al reducido hipocono de *Salladolodus*. Este era mejor derivado del patrón dental más sencillo de lo que consideraban el “grupo *Ernestokokenia*” en donde no existían cúspides estilares ni hipocono en el M3 (*sic.*). Estos grupos son artificiales, al menos en su concepción original, debido a que la mayor parte de las formas consideradas en el “grupo *Ernestokokenia*” han sido reubicadas taxonómicamente entre los Litopterna.

También indicaron las afinidades posibles con los Proterotheriidae, en particular con *Deuterotherium distichum*, considerado posteriormente como sinónimo junior de *Lambdaconus suinus* (Soria, 2001). En *Lambdaconus* se observa la ausencia de metacónulo en el M2 y M3, al igual que en *Salladolodus*. Esto ha sido interpretado, por ejemplo, como consecuencia de una fusión con el hipocono (Ameghino, 1904a; Soria, 2001), y su presencia en el M1 correspondería a un rasgo conservador. Sin embargo, el desarrollo de esta cúspide en *Salladolodus* no puede ser contrastado debido al importante desgaste. Es probable que se encuentre ausente si se considera el importantísimo grado de reducción en el P4, donde el metacónulo está apenas insinuado, en contraste con el voluminoso paracónulo. De todos modos este carácter fue ponderado como un caso de convergencia debido la dentición marcadamente buno-selenodonte de *Lambadonus*, y la estrictamente bunodonte de *Salladolodus* (Soria y Hoffstetter, 1983; Soria, 2001).

MacFadden *et al.* (1985), si bien confundieron los materiales descritos por Soria y Hoffstetter (1983), MNHN SAL 266 y 267, y los consideraron como un molar superior y un inferior, cuando en realidad se trata de M2 y M3 respectivamente, destacaron que una serie de caracteres presentes en *Salladolodus* resultan conflictivos al momento de determinar sus mayores afinidades con los Didolodontidae. Consideraron que *Salladolodus* podría tratarse de un Litopterna Protolipternidae (MacFadden *et al.*, 1985), y posteriormente se plantearon posibles afinidades con los Macrauchenidae (Cifelli y Villarroel, 1997). Estas observaciones son consistentes con la existencia de grupos de litopternas con dentición bunodonte y que fueron considerados originalmente como didolodóntidos, como el caso de los Protolipternidae o los Megadolodinae. Sin embargo, a diferencia de estas formas en donde el criterio para no considerar como Didolodontidae a *Miguelsoria*, *Protolipternidae*, en el primer caso (Cifelli, 1983b), y *Megadolodus* en el segundo (Cifelli y Villarroel, 1997), radicó en la reasociación de elementos postcraneanos; en *Salladolodus* las dudas sobre sus afinidades se deben a la presencia de una dentición derivada. Pero es importante destacar que la reducción del metacónulo, que escasamente se diferencia de la postprotocrista que parece extenderse directamente hasta el sector lingual de metacono, así como el importante grado de molarización del P4, constituyen caracteres derivados que podrían ser los esperables para un didolodóntido moderno y bien diferenciado de las formas registradas en el Paleoceno. El importante salto temporal y la ausencia de registros entre los más modernos didolodóntidos del Eoceno de Patagonia y *Salladolodus* del Oligoceno de Bolivia, es indudablemente llamativo pero no es por sí mismo un criterio que permita refutar (ni confirmar) ninguna asignación taxonómica. En síntesis, la evidencia disponible no permite ser concluyente con la asignación de *Salladolodus* a los didolodóntidos, pero tampoco existe evidencia firme para reasignarlo a ningún grupo de litopternas. Por tal motivo la inclusión de este taxón en los Didolodontidae constituye, a mi entender, el juicio más criterioso, hasta que nueva evidencia permita contrastar la misma.

Megacrodon* Roth, 1899 *nomen dubium

Megacrodon Roth, 1899 Simpson, 1945, p. 125. 1948, p. 96, 116, 132, 136, 140.

Tipo: *Megacrodon planus* Roth, 1899.

Megacrodon planus* Roth, 1899 *nomen dubium

Lámina 15

Megacrodon planus, Roth, 1899, p. 384. Simpson, 1936d, pp. 66, 72-73. 1948, p. 132, 135.

Odreman Rivas, 1969 p. Soria, 2001 p. 158. Mc Kenna y Bell 1997 p. 452.

= *Didolodus multicuspis*, Ameghino, 1899, p. 12.

Polymorphis planus, Simpson, 1948, pp. 134, 135, fig.: 12-2

Holotipo: MLP 12-1732 porción mandibular derecha con los alvéolos y restos del m2 y el m3. Mesialmente con la sínfisis y parte de la porción anterior de la rama izquierda con los alvéolos de los incisivos, el canino, los p1-2.

Hipodigma: solo el tipo.

Procedencia geográfica, estratigráfica y Edad: “Cretácico Superior de Lago Musters” (*sensu* Roth, 1899). Probablemente Cerro del Humo, Chubut (*sensu* Simpson, 1948). SALMA Mustersense.

Diagnosis: Se diferencia de la mayor parte de los didolodóntidos por presentar, como en las especies referidas a *Didolodus*, un importante y voluminoso mesocónido, que interrumpe la continuidad de la crístida oblicua, produciendo un contacto neto entre la cara mesiolingual del hipocónido y la cara distolabial del metacónido. Se distingue de *Didolodus* porque el talónido es tan ancho como el trigónido, y por la presencia de un entocónido voluminoso mayor que el hipoconúlido.

Descripción: El único resto atribuible a este taxón presenta algunos rasgos que claramente son comparables con *Didolodus multicuspis*, como la presencia de una sínfisis mandibular fusionada, lo que confirma las observaciones precedentes (Gelfo, 2004a) en contra de la sugerencia de considerar la ausencia de fusión entre las ramas mandibulares como un carácter derivado para los Didolodontidae (Muizon y Cifelli, 2000). La sínfisis es robusta y parece extenderse hasta la altura de la porción distal del p2, tal como ocurre en *Didolodus multicuspis*. Sin embargo, se diferencia de este último en la mayor gracilidad de la mandíbula. La altura del cóndilo mandibular es de 46,02 mm y el ancho labiolingual de 13,92 mm. Mesialmente se observan los alvéolos de los incisivos. De éstos tanto el i1 derecho como el izquierdo no pueden observarse por roturas en el material; evidentemente, estos correspondían a los más pequeños incisivos. En el corto tramo conservado de la rama izquierda se observan cuatro alvéolos de contorno circular y crecientes en tamaño desde el segundo incisivo al canino, y siendo este último subigual al primer premolar. Le sigue un par de alvéolos correspondientes a las raíces anteriores y posteriores del segundo premolar. La porción mandibular derecha muestra el incremento en el tamaño de los dientes desde el p2 hasta el m2. El m3 es aparentemente algo menor. Del m2 solo se conserva en muy mal estado parte de la porción labial del trigónido con una pequeña porción del protocónido, y la porción distal del talónido en la cual se diferencia el margen del hipoconúlido. El m3, por el contrario, corresponde al único molar conservado de la serie. El trigónido y el talónido son subiguales en cuanto al ancho labiolingual. El talónido es, como en otros casos, algo más largo mesiodistalmente pero no tanto como en *Escribania chubutensis*. Se observa un precingúlido bajo que recorre toda la base del trigónido. El metacónido se encuentra algo desplazado distalmente respecto del protocónido. No es posible determinar la presencia de paracónido debido al desgaste, pero por el contorno parece probable la presencia de un paracónido mesiolabial al metacónido y de reducido tamaño. El protocónido parece haber sido una cúspide voluminosa. El “postvallid” del trigónido es vertical e incluso en el metacónido no parece invadir el talónido. Este último presenta una cuenca marcadamente reducida. El hipocónido es la cúspide de mayor tamaño. Una pequeña cúspide separa mesialmente al hipocónido del protocónido, y otra la base labial del hipocónido respecto de hipoconúlido. Es posible que estas estructuras correspondan, más que a cúspides, a relictos del cíngulo labial. La crístida oblicua presenta

un importante mesocónido y se proyecta hasta la porción distolabial del metacónido. El hipoconúlido se encuentra levemente desplazado posteriormente y equidistante del hipocónido y del entocónido. No es posible distinguir la presencia de hipocrístida ni de postcrístida. El entocónido es grande y voluminoso, y corresponde a la segunda cúspide en tamaño del talónido.

Observaciones y comentarios sobre *Megacrodon planus*

Roth (1899) define *Megacrodon* caracterizándolo a partir de la rama mandibular que desafortunadamente no presenta mayores elementos diagnósticos dentro de este grupo. Refiere a esta género dos especies, *Megacrodon planus* y *Megacrodon prolixus* (Roth, 1899) a los cuales Ameghino (1899) aunque no a través de una fundamentación adecuada consideró como sinónimos de *Didolodus multicuspis* y *Lambdaconus suinus* respectivamente (figura 6.XIX.) Posteriormente, Simpson (1936b) consideró a *Megacrodon* como válido y formalmente definió como especie tipo para el género a *M. planus* y dejó planteadas las dudas en relación a si *M. prolixus* es en efecto cogenérico. Luego Simpson (1948) consideró a *Megacrodon* como un sinónimo junior de *Polymorphis*, y realizó la nueva combinación *Polymorphis planus* opinión que no se corrobora en el presente trabajo. Las diferencias en cuanto al grado de bunodoncia de *Megacrodon planus* respecto de *Polymorphis lechei* son sustanciales, tal como observó Odreman Rivas (1969), y acercan al primero de estos taxones a los didolodóntidos y al segundo a los Litopterna, de dentición más selenodonte. Tanto Odreman Rivas (1969) como Soria (2001) no incluyeron a *M. planus* como sinónimo de *Polymorphis*, sino que lo consideraron como un didolodóntido. El primer autor aventuró la posibilidad de que *M. planus* correspondiera a la dentición inferior de *Xesmodon*, criterio que fue considerado también por Pascual y Odreman Rivas (1971). Sin embargo, estas especulaciones son incontrastables debido al grado de deformación del cráneo de *Xesmodon langi* y a que las piezas dentarias conservadas corresponden a lados opuestos, lo que impide una oclusión directa. Soria (2001), por su parte, mencionó en una lista taxonómica pero sin una discusión apropiada a *Megacrodon planus* como un *nomen dubium*, criterio que parece el más acertado hasta que se disponga de materiales más completos o se pueda extraer nueva información de este resto.

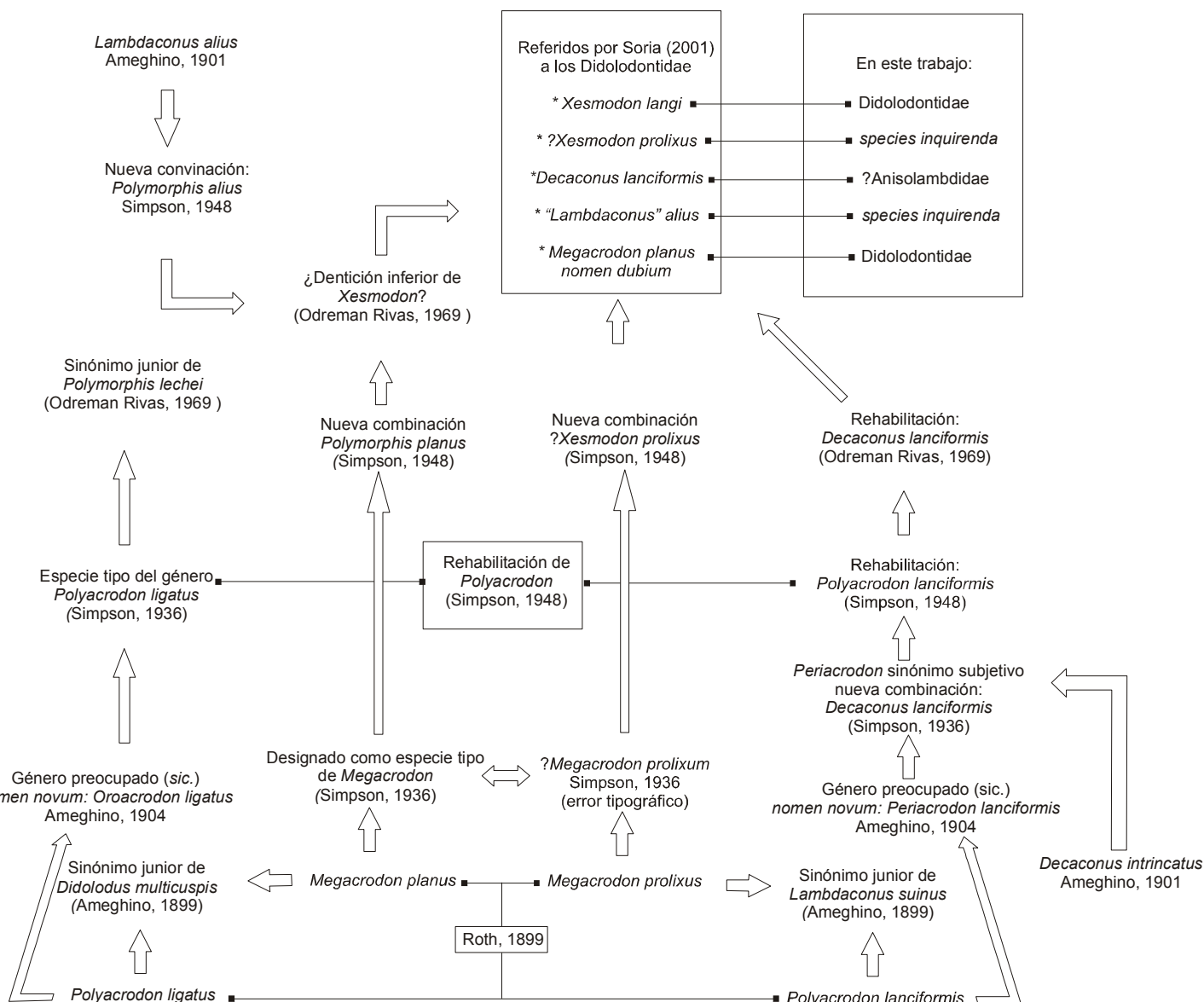


Figura 6.XIX. : Cuadro sinóptico de las modificaciones sistemáticas de *Megacrodon-Polyacrodon*.

?*Xesmodon prolixus* Roth, 1899 *species inquirenda*

Lámina 15

?*Xesmodon prolixus* Simpson, 1948, p. 140. Soria 2001, p. 158.

Megacrodon prolixus Simpson, 1948, p. 132, 140

Megacrodon prolixum, Simpson, 1936b, p. 66.

Holotipo e hipodigma: MLP 12-1743: fragmento mandibular izquierdo con los alvéolos del p2 y los últimos dos.

Procedencia geográfica, estratigráfica y Edad: “Cretácico Superior de Lago Musters” (*sensu* Roth, 1899). Probablemente Cerro del Humo, Chubut (*sensu* Simpson, 1948). SALMA Mustersense.

Comentarios sobre ?*Xesmodon prolixus*

Como se explicó anteriormente, Simpson (1936b) se refirió a ?*Megacrodon prolixum* (error tipográfico) como una especie dudosa en el mismo trabajo en el cual revalidó a *Megacrodon* y designó como tipo a *M. planus*. Posteriormente (Simpson, 1948), refirió *M. planus* a *Polymorphis* pero reconoció como sustanciales las diferencias entre *Megacrodon prolixus* y las especies de *Polymorphis*. *Megacrodon prolixus* fue tentativamente asignado al género *Xesmodon* con el único indicio de que ambos provienen en efecto de la misma edad, y que ambos son formas raras en cuanto a la abundancia relativa de sus restos (figura 6.XIX.). ?*Xesmodon prolixus* (MLP 12-1743) corresponde a un fragmento mandibular izquierdo con los alvéolos del p2 y los últimos dos premolares. Ambos premolares presentan una configuración similar con alto grado de molarización, siendo el p3 algo más elongado mesiodistalmente que el p4 (11,52 mm x 7,82 mm y 11.04 mm x 8.4 mm respectivamente). El trigónido es alto y bien diferenciado, con un protocónido voluminoso y un metacónido subigual de posición algo más distal que la cúspide precedente. Las dos cúspides son crecentiformes. No se diferencia paracónido en el p3 pero si una paracrístida recta y pronunciada que desciende desde el ápice del protocónido (roto) hasta un punto más elevado respecto del precingúlido. El p4 presenta, además, una

pequeña cúspide donde termina la paracrístida asociada a otra cúspide de mayor tamaño y de posición distolingual, que se encuentra vinculada con una crístida que desciende desde el ápice del metacónido. Los “postvallid” son, en ambos casos, abruptos y altos y la protocrista en V. El talónido es corto y presenta, en ambos casos, una única cúspide de posición media; hipocónido (?) que proyecta una muy corta crístida (crístida oblicua?) que contacta al “postvallid” debajo del vértice conformado por la protocristida. El postcingúlido se extiende labial y lingualmente desde el extremo distal del hipocónido. La superficie del corto talónido se encuentra totalmente obliterada por esta cúspide de posición media. El sector lingual del talónido es, en ambos casos irregular, pero sin llegar a diferenciarse ninguna cúspide bien formada.

Este taxón se diferencia de los didolodóntidos por el importante grado de molarización del p3, la ausencia de paracónido en los premolares, la configuración más crescentiforme del protocónido y del metacónido, y el escaso inflamamiento de la base de los dientes. Los talónidos de los premolares, sobre todo en los p4 conocidos, suelen caracterizarse por el desarrollo de mayor cantidad de cúspides, adquiriendo el talónido mayores semejanzas con el de los molares. Este punto resulta conflictivo si se compara el alto grado de molarización observado en el trigónido y en el p3, con lo cual sería de esperar un desarrollo equivalente en el talónido. Su asignación genérica es incierta y su referencia a este taxón requiere una mayor investigación, siendo imposible a la luz de los materiales disponibles determinar su validez y posición sistemática.

“Lambdaconus” alius* Ameghino, 1901 *specie inquirenda

Lambdaconus alius Ameghino, 1901, p.377. Simpson, 1948, p. 132, 133, 135. Soria, 2001 p. 32, 158

Polymorphis alis Cifelli 1983a p. 19. Simpson, 1948, p. 134, 135 figura 12.3-4; 1967, p. 249. Odreman Rivas 1969, p. 62.

Holotipo e hipodigma: MACN 10893 ramas mandibulares unidas en la sínfisis con p2-m1 izquierdo y p2-m3 derecho.

Procedencia geográfica, estratigráfica y Edad: No existen datos de procedencia certeros. La etiqueta de colección correspondía según Simpson (1948) a “*Notostylops Colhuapi*”, es decir bancos Casamayorenses de la barranca Sur del Lago Colhué Huapi. Eso indicaría una SALMA Casamayorensis, subedad Barranquense. Sin embargo Ameghino (1901) lo menciona como perteneciente a la fauna de *Astraponotus* (equivalente a la SALMA Mustersense).

Comentarios y observaciones sobre “*Lambdaconus*” *alius*

Este taxón se aleja del tipo presente en *Polymorphis lechei* por la presencia de molares más braquiodontes y bunodontes, por lo cual la nueva combinación *Polymorphis alius* de Simpson (1948) no sería válida. Odreman Rivas (1969) sugirió que este taxón no era cogenérico con *Polymorphis lechei*, y que sería sinónimo de *Polymorphis planus* (= *Megacrodon planus*). También aventuró la posibilidad de que este último corresponda a la dentición inferior del Condylarthra *Xesmodon*. De no corroborarse la sinonimia de *Polymorphis alius* y *Megacrodon planus*, el género del primer taxón debería corresponder entonces a *Lambdaconus*. “*Lambdaconus*” *alius* fue considerado como un Didolodontidae por Hoffstetter y Soria (1986) de status genérico impreciso. Soria (2001) revalidó el género *Lambdaconus*, al cual consideró un Proterotheriidae con una extensión en la cual no se incluye el taxón en cuestión. De igual modo, lo ubicó entre los didolodóntidos como “*Lambdaconus*” *alius* pero sin mayores referencias al respecto.

Actualmente no es posible caracterizar correctamente la estructura y disposición de las cúspides debido al pronunciado desgaste de los dientes. Las mayores similitudes se encuentran sin dudas con *Megacrodon planus*. Ambos taxones comparten la presencia de alvéolos para los caninos reducidos, subiguales al alvéolo del p1, la presencia de ramas mandibulares fusionadas en la sínfisis y la morfología general de las mandíbulas. *Megacrodon* se diferencia por ser una forma algo más estilizada y grácil, pero no es posible reconocer otros caracteres que sustenten la referencia de “*Lambdaconus*” *alius* a este taxón, ni la de ninguno a *Xesmodon*.

7. DISCUSIÓN

7.a. Los Panameriungulata y el origen de los “ungulados” de América del Sur

Los reconocidos vínculos filogenéticos de los Kollpaniinae con los “condilartros” de América del Norte (e.g.: Muizon y Marshall 1987a, b; 1991; Marshall y Muizon, 1988; Van Valen 1988; Bonaparte *et al.*, 1993), así como con algunos de los “ungulados” del Paleógeno de América del Sur ha fundamentado en gran medida la creación de una categoría ordinal nueva, los “Panameriungulata” (Muizon y Cifelli, 2000). La misma reunió a los Mioclaenidae (Mioclaeninae, Pleuraspidoteriinae y Kollpaniinae), los Didolodontidae y los Litopterna. Sin embargo, no todos los autores han reconocido esta categoría y han ubicado a los Mioclaenidae en el orden Bulbulodontata (Gheerbrant *et al.*, 2001). La categoría “Bulbulodontata” propuesta por Archibald, (1998) reúne a los Mioclaenidae y a los Peripitychidae sobre la única base de considerar que el aspecto inflado de los premolares podría corresponder a una sinapomorfía de estos grupos. No obstante no consideró en su propuesta a ninguna de las formas de “ungulados” de América del Sur, y tampoco presenta una hipótesis filogenética basada en el principio de parsimonia, ni en ningún otro para fundamentarlo, sino que sobre la base del cladograma de Prothero *et al.* (1988) realizó una puesta al día de las posibles relaciones entre los “ungulados” del Hemisferio Norte (Archibald, 1998). El concepto de los Bulbulodontata fue debidamente criticado por Muizon y Cifelli (2000), quienes aún siguieron utilizándolo como hipótesis de trabajo, debido a que incluyeron al peripitiquido *Mimatuta minuia* Van Valen 1978 en su análisis filogenético.

Sin embargo, el estudio de otras formas de Peripitychidae como por ejemplo *Peripitychus carinidens*, *Ectoconus ditrigonus*, *Hemitlaeus kowalevskianus* y *Carsiopitychus coarctatus*, revela diferencias mayores con los Mioclaenidae. En efecto, la pretendida sinapomorfía en alusión al inflamamiento de los últimos premolares de los Bulbulodontata, podría corresponder muy probablemente a una homoplasia. Este agrandamiento de los premolares pudo ocurrir por un lado en los peripitiquidos, con un desarrollo extremo observado en la hipertrofia de los P4/4 de *Peripitychus* (por ejemplo UCMP 30002 y UCMP 30006), y por otro lado en los Mioclaenidae y Didolodontidae. En este último grupo la hipertrofia del P4 de *Lamegoia conodonta* es la estructura de mayor similitud morfológica con los peripitiquidos, aunque claramente se debe a una convergencia, debido a las diferencias en el resto de las piezas dentarias. En el P4 en particular, el esmalte de *Lamegoia* no desarrolla las características gruesas crenulaciones verticales desde el

ápice de la corona hasta la porción basal de la misma que se observan en *Periptychus*. Explicar el inflamamiento de la base de los premolares como una homoplasia permitiría comprender además las mayores semejanzas entre los Mioclaenidae y algunos de los géneros de Hyopsodontidae analizados, tales como *Litomytus*, *Hyopsodus*, y *Hapaletes*. Puesto que si bien los Hyopsodontidae fueron considerados como un grupo artificial (Matthew, 1915, 1937; Cifelli, 1983a), las similitudes entre diversos taxones allí incluidos y los Mioclaenidae llevó en el pasado a clasificarlos conjuntamente (Simpson, 1937; Muizon y Marshall, 1987a, b).

Por estos motivos, considero que la categoría Bulbulodontata no solo no se encuentra confirmada sino que ni siquiera ha sido contrastada. Además, dejando de lado este detalle no menor, en caso de ser válida para los grupos estudiados por Archibald (1998) es al menos parafilética, puesto que excluye a los Kollpaniinae, a los Didolodontidae y los Litopterna (los cuales presentarían, en todo caso una reversión del supuesto carácter derivado de estas formas). La categoría Bulbulodontata debería incluir también a las formas de América del Sur, de estrechas afinidades con los Mioclaenidae. No viendo utilidad en su utilización adhiero al uso más justificado del término “Panameriungulata” de Muizon y Cifelli (2000). Si bien la multiplicación de nodos dada por los análisis cladísticos presuponen un progresivo abandono de las categorías formales de la jerarquías lineana, creo oportuno hacer una referencia al rango reconocido para este grupo. Hasta el presente, los Panameriungulata fueron considerados a nivel ordinal (Muizon y Cifelli, 2000; Gelfo, 2004a), relegando a los Litopterna a un suborden, a diferencia de los Notoungulata, Xenungulata, Astrapotheria, Pyrotheria y Notopterna (según los autores reconozcan o no la validez de este último) que corresponden a órdenes. Esta diferencia en cuanto a las categorías entre los Litopterna y el resto de los taxones ordinales parece improcedente teniendo en cuenta la cohesión interna a nivel morfológico de los grupos mejor conocidos y la diversidad alcanzada durante el Terciario en función de diversos tipos adaptativos. Por tal motivo el nodo Panameriungulata debería referir a una categoría supraordinal como “mirorden”, a fin de retener a los Litopterna en la misma categoría que el resto de los “ungulados” del Paleógeno de América del Sur. En el presente análisis los Didolodontidae se encuentran más vinculados con los Litopterna que con los Mioclaenidae, siendo los Kollpaniinae el grupo hermano del clado innominado conformado por los didolodóntidos + protolipternidos.

El reconocimiento de los Panameriungulata consecuentemente cuestiona la posibilidad de un origen común de los “ungulados” del Cenozoico sudamericano. El origen común de los

denominados “ungulados” sudamericanos ha sido ampliamente discutido (e.g.: Ameghino, 1906; Simpson, 1945, 1948; McKenna 1981; Reig, 1981; Cifelli, 1993). McKenna (1975) reunió a los Litopterna, Notoungulata, Astrapotheria, Xenungulata y Pyrotheria en el taxón Meridiungulata formalizando el origen común de estos grupos. Posteriormente, McKenna y Bell (1997) siguieron utilizando a los Meridiungulata pero relegaron a los Didolodontidae y los Mioclaenidae en el orden “Condylarthra”. Si bien los autores aclararon que su clasificación conserva determinados grupos parafiléticos, esta postura no es aceptable ya que implicaría que por ejemplo los Litopterna, al clasificarse entre los Meridiungulata, deberían compartir un ancestro común más próximo con los Xenungulata que con cualquier didolodóntido.

Diversos autores objetaron directa o indirectamente a los Meridiungulata. Indirectamente algunos autores adhieren a un origen polifilético de los “ungulados” del Paleógeno de América del Sur. Cifelli (1983a) sugirió que los caracteres dentarios no eran sugestivos de tal agrupamiento, ya que los Astrapotheria contendrían formas decididamente más primitivas que el ancestro hipotético de los Didolodontidae y Litopterna. Sin embargo, posteriormente, si bien no encontró elementos que permitan corroborar los posibles vínculos filogenéticos, desestimó las contradicciones morfológicas a la ancestralidad común con los astrapoterios, basado en el grado de plesiomorfismo observado en *Tiuclaenus* y *Molinodus* (Cifelli, 1993).

Tong y Lucas (1982), y particularmente Lucas (1993), no solo cuestionaron la inclusión de los Pyrotheria (incluyendo a los Xenungulata) como Ungulata (*sensu* Prothero *et al.*, 1988) sino que además plantearon su más estrecha relación con los Dinocerata en contra de las opiniones de Cifelli (1993), quien considera que las similitudes son debidas a convergencia.

Por otra parte, el origen de los Notoungulata fue vinculado con los Arctostylopidae, formas características del Paleoceno y Eoceno de Asia y, en menor medida, de América del Norte. Los arctostilópidos fueron considerados como parte del suborden Notioprogonia dentro de los Notoungulata por Simpson (1934, 1945), razón por la cual se han planteado diversas opiniones en cuanto al origen de estas formas y sus patrones de dispersión a partir de diversos centros de origen (Cifelli *et al.*, 1989 y literatura allí citada). Actualmente, sin haber alcanzado un consenso, algunos autores adhieren a la idea de considerar a los arctostilópidos como verdaderos Notoungulata (Kondrashov y Lucas, 2005), en contra de la opinión más generalizada donde estas formas (Notoungulata y Arctostylopidae) podrían ser grupos hermanos diferenciados

tempranamente de un ancestro común aún no conocido (Cifelli, 1983a; Soria, 1988; Cifelli *et al.*, 1989; Missiaen *et al.*, 2005).

Cifelli (1993) sugirió además que los notoungulados podrían derivar de un ancestro similar a *Tiuclaenus*. Las similitudes pedales reconocidas por Muizon *et al.* (1998) entre los tarsos atribuidos a *Tiuclaenus* y aquellos de los notoungulados, soporta en parte el origen de estos últimos a partir de los Mioclaenidae. En caso de confirmarse, los Panameriungulata deberían incluir además de los Mioclaenidae, Didolodontidae y Litopterna, a los Notoungulata (Muizon y Cifelli, 2000). Sin embargo, respecto a este caso particular considero que la temprana presencia de un Notoungulata en el Paleoceno de Tiupampa, donde ningún Didolodontidae ni Litopterna se encuentra presente, y coetáneo con los Kollpaniinae contradice al menos parcialmente esta hipótesis. El origen de los notoungulados podría haber tenido un escenario biogeográfico distinto del de los litopternas, sobre todo considerando la ausencia de los primeros en diversas localidades australes, como en el contexto faunístico de Punta Peligro (Bonaparte *et al.*, 1993) e incluso en el Eoceno Medio de la isla Seymour en la Antártida (Reguero, *et al.*, 2002). Si esta hipótesis se corroborara, las similitudes propuestas entre el astrágalo reasociado a *Tiuclaenus* y el de los notoungulados podrían corresponder a una convergencia, o bien los astrágalos en cuestión (MHNC 8308, MHNC 8314, ?MHNC 8310) pertenecer en efecto al de un notoungulado. Esta última alternativa parece improbable considerando la abundancia relativa del conjunto de los restos de Tiupampa, donde un único molar referido a un Notoungulata ha sido coleccionado. En síntesis, el registro conjunto de Kollpaniinae y Notoungulata sería indicativo aunque no taxativo, sobre la diferenciaron más tardía de los Panameriungulata respecto de estos últimos.

Soria (1988a, b) cuestionó en parte a los Meridiungulata por considerarlos difiléticos, pero asumió un origen común de ambos linajes. Consideró, sin embargo, las relaciones de los Notoungulata de un modo distinto al planteado por Cifelli (1993). En tal sentido Soria (2001) creyó que los Kollpaniinae¹ podrían corresponder a un stock “arctocyonoideo” inicial (Soria, 1984, 1989b) del cual habrían radiado los “ungulados” terciarios sudamericanos. En efecto consideró como “...altamente probable el origen monofilético de los ungulados terciarios sudamericanos, a partir de un grupo muy próximo a los *Condylarthra* cretácicos de América del Norte (*Arctocyonidae*; *Oxyclaeninae*), el cual habría llegado como inmigrante a América del Sur durante la última parte

¹ En el momento en el cual Soria escribió dicho trabajo (1989) los Mioclaenidae Kollpaniinae eran considerados como Hyopsodontidae Mioclaeninae, pero explícitamente se refiere a las formas tiupampenses *Molinodus*, *Tiuclaenus* y *Andinodus*.

del Senoniano...A partir del stock "arctocynoideo" se habrían diferenciado dos grandes linajes: uno más taquitético reúne a los Astrapotheria, Notoungulata, Xenungulata, Pyrotheria, y probablemente a los Notopterna. Los Didolodontidae y los Litopterna constituyen el otro gran linaje, más conservador o braditético." (Soria, 1988a p.:246-247). Para el segundo grupo conservó el nombre Meridiungulata con una extensión distinta de la original, y ubicó a los "Condylarthra" y Litopterna en los Protungulata (Soria, 1988b).

En síntesis, los Meridiungulata en el sentido original de McKenna (1975) o McKenna y Bell (1997), excluyendo a los Mioclaenidae y a los Didolodontidae no estaría representando un grupo natural. Sin embargo, este no sería el único inconveniente debido a que las relaciones con el resto de los ungulados del Paleógeno de América del Sur no son en absoluto claras, ni siquiera en cuanto a cuáles serían las mayores afinidades de los Notoungulata. Considerando a los Mioclaenidae Kollpaniinae como las formas estructuralmente más tempranas y primitivas de América del Sur, éstos tampoco permiten fundamentar la monofilia de los Meridiungulata, ya que no brindan evidencia clara ni sugestiva de caracteres derivados en común con los Astrapotheria, Pyrotheria o Xenungulata, y tan solo permiten fundamentar el origen común de los Didolodontidae y los Litopterna.

En este trabajo se utiliza el concepto de los Panameriungulata, aunque es importante destacar que Muizon y Cifelli (2000) no presentaron sinapomorfías que justifiquen dicho nodo, ni carácter alguno que los defina. En el análisis filogenético realizado en el presente trabajo tampoco existe ninguna sinapomorfía que sustente dicho nodo, de modo que los Panameriungulata restan ser definidos en un contexto de relaciones filogenéticas más amplias, y son aquí utilizados como hipótesis de trabajo. Los Panameriungulata solo podrán ser correctamente contrastados en un análisis filogenético de mayor envergadura que considere el conjunto de los "ungulados" paleógenos sudamericanos y diversos grupos de "condilartros" del Hemisferio Norte (Gelfo, en preparación). Si los panameriungulados son en efecto un grupo natural, en el presente análisis sólo *Protoungulatum donnae* quedaría excluido de dicho clado.

7.b. Origen y relaciones de los Didolodontidae

Al menos dos principales hipótesis han sido sostenidas en cuanto a la ubicación de los didolodóntidos en el contexto de los "ungulados" paleógenos de América del Sur. La que he denominado "hipótesis de Soria" partió del esquema original sostenido por Scott (1913), quien

clasificó a los Didolodontidae como Litopterna. Esta concepción solo fue revitalizada por las observaciones de Soria (2001) a partir del establecimiento de morfoclinos basados en caracteres dentarios para los Litopterna, y en particular los Proterotheriidae. En referencia a los Litopterna, consideró una extensión muy distinta de la clásicamente planteada por Simpson (1945), reconociendo dos subórdenes. Por un lado los Eolitopterna, con un biocrón restringido al Paleoceno-Eoceno, y que incluían a los Anisolambdidae y Sparnotheriodontidae. Por el otro lado los taxones más modernos reunidos en los Lopholipterna, que comprendían a los Macraucheniidae (Macraucheniinae y Cramaucheniinae), Proterotheriidae y Adianthidae. Basado en la opinión de McKenna (1956) sobre la existencia de dos grandes linajes de Didolodontidae, el denominado “grupo *Didolodus*” y el “grupo *Ernestokokenia*”, Soria vinculó el origen de los Anisolambdidae con el primero de éstos, y el de los Proterotheriidae con el segundo. El “grupo *Didolodus*” fue caracterizado por la tendencia a la complicación de la corona de los molares superiores, el importante desarrollo de protostilo y mesostilo y el progresivo incremento de tamaño del hipocono en el M3, la presencia de paracónido y mesocónido en los molares inferiores. El “grupo *Ernestokokenia*” fue caracterizado por la falta de cúspides estilares en los molares superiores, la presencia de cristas asociadas a los cónulos, ausencia de diversos elementos tales como hipocono en el M3, paracónido y mesocónido. Ambos grupos de didolodóntidos habrían derivado de un hipotético ancestro arctociónido, proveniente de América del Norte.

En referencia al origen de los Eolitopterna, y a pesar de las similitudes entre *Didolodus multicuspis* y las especies de *Anisolambda*, el autor no identificó una ancestralidad directa al considerar que el importante tamaño del hipocono en el M3 del primero constituiría un impedimento, puesto que esta cúspide no podría dar origen al reducido hipocono del segundo. Por tal motivo, planteó que la diferenciación de los Anisolambdidae habría ocurrido en una etapa temprana, de manera que el antecesor de las especies de esta familia no habría sido el mismo que aquél a partir del cual se diferenció el linaje de *D. multicuspis* (Soria, 2001). Al respecto de estas observaciones, es importante destacar que la variabilidad en el desarrollo del hipocono en el M3, descrita en el presente trabajo, ha demostrado ser mayor que la planteada hasta el momento, describiéndose varios taxones polimórficos para este carácter. Se han descrito casos en donde el común de los especímenes carece de hipocono en el M3 y la cúspide aparece en un número menor de materiales (e.g.: *Miguelsoria parayirunhor* con hipocono en el M3 en MCT 2288), o el desarrollo frecuente de dicha cúspide y su ausencia excepcional (e.g.: *Paulacoutoia protocenica*,

sin hipocono en el M3 de MN 1452). Por otra parte, las modificaciones en el desarrollo de caracteres en el último molar podrían ser explicadas a través de procesos heterocrónicos.

Además, Soria (2001) estimó que los Sparnotheriodontidae deberían de haberse diferenciado de algún Anisolambdidae muy tempranamente.

Respecto a los Lopholipterna, éstos se habrían originado a partir del “grupo *Ernestokokenia*”. Sin embargo, debido a que consideró que entre estos y los Proterotheriidae existe un salto morfológico sustancial mencionó la necesidad de postular un grupo “preproterotérico” del cual también se habrían diferenciado los Macraucheniiidae y Adianthidae. Respecto al grupo preproterotérico, sugirió que algunos de los taxones conocidos en ese momento solo por restos dentarios de Edad Mustersense y que consideró como Didolodontidae (*Xesmodon langi*, *Xesmodon? prolixus*, *Decaconus lanciformis*, “*Lambdaconus*” *alius* y *Megacrodon planus*) sean, en realidad dicho grupo, que en todo caso debería tener a su entender el rango de familia (Soria, 2001).

Considerando la hipótesis de Soria sobre los Didolodontidae, es evidente que estos no constituirían un grupo monofilético. La progresiva atomización de los didolodóntidos y la conformación de grupos teóricos para justificar los supuestos vacíos estructurales, indicaría entonces que las especies integrantes de lo aquí considerado como “Didolodontidae”, se encontrarían más vinculadas con las distintas familias de litopternas que entre sí mismas. Esto implicaría no solo que los didolodóntidos presentarían en conjunto un tarso “litopternoide”, sino además la naturaleza polifilética de este grupo. Por otro lado, éstas son las conclusiones obtenidas de la asociación de elementos postcraneales a restos dentales, y la conformación de los Protolipternidae (Cifelli, 1983a, b; 1993) comparables a los didolodóntidos en su dentición bunodonte, sin rasgo alguno de selenodoncia, pero con tarsos avanzados. Soria (2001) planteó que el reconocimiento de esta familia no tendría sentido si el conjunto de los didolodóntidos poseyeran en efecto un tarso “litopternoide”, y que la solución sería la de clasificar a estos últimos como el grupo más primitivo de Litopterna. Sin embargo, como se explicó precedentemente, persistiría el mismo conflicto, ya que parte de los Didolodontidae serían más próximos a los Anisolambdidae y parte de estos a los Proterotheriidae, de modo que aceptar simplemente la clasificación de los didolodóntidos como litopternas mantendría innecesariamente un grupo artificial.

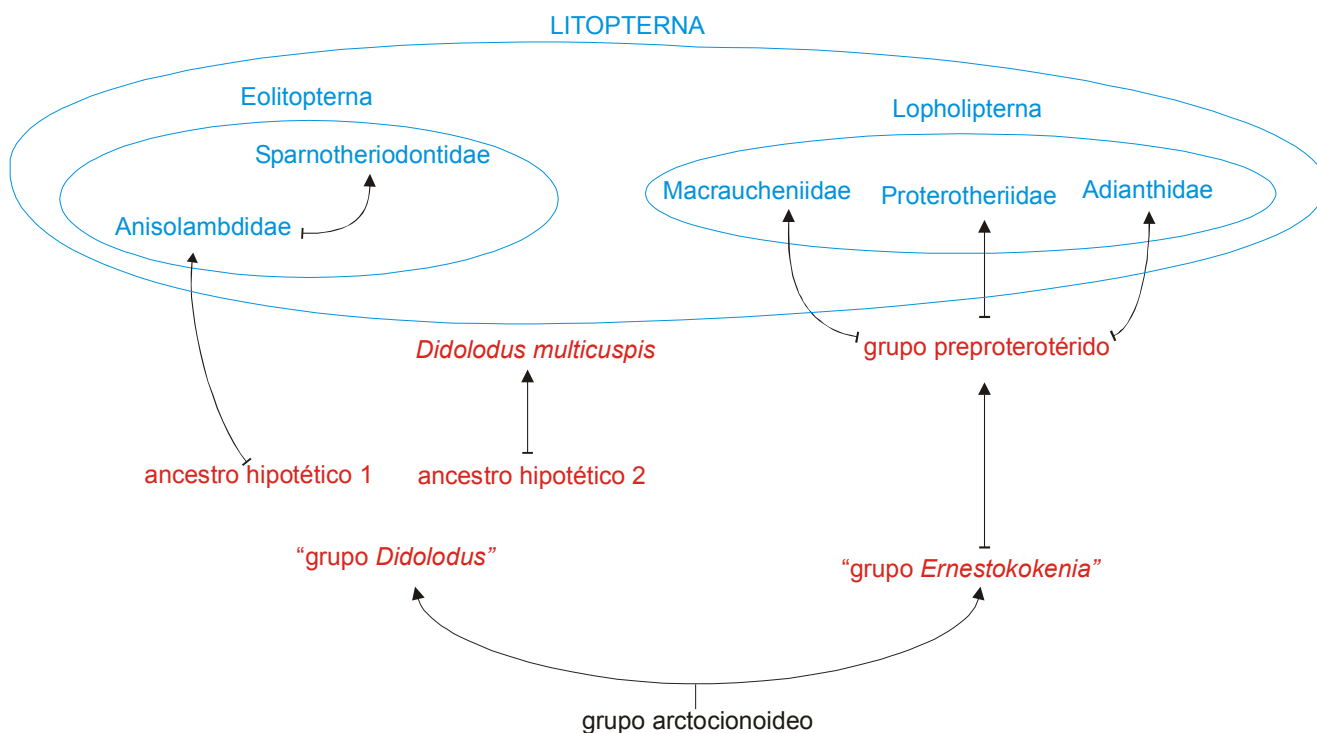


Figura 7.b.I.: Síntesis de la propuesta filogenética de Soria (2001)

El planteo alternativo de Cifelli (1983a,1993) ampliado luego por Berqgvist (1997), parte de una concepción distinta de la historia evolutiva del grupo, pero es parcialmente compatible con la propuesta de Soria. Como se discutió detalladamente, los autores interpretaron dos grandes grupos de “ungulados” paleógenos con dentición estrictamente bunodonte, los Protolipternidae y los Didolodontidae; al primero atribuyeron un postcráneo “litopternoide” y al segundo uno de tipo “fenacodontoideo” o “condilartroide”. Además, reconocieron un tercer grupo con dentición más avanzada pero con postcráneo también “condilartroide”, los Sparnotheriodontidae. Entre los Protolipternidae incluyeron a *Protolipterna ellipsodontoides*, *Miguelsoria parayirunhor*, y las dos especies de *Asmithwoodwardia*, para las cuales ningún elemento postcraneal ha sido reasociado. Las reasociaciones de elementos tarsales a *Protolipterna* y *Miguelsoria* han sido las únicas aceptadas por Soria (2001) y son comparables, además, con dos de las realizadas por Ameghino (1904c), cuya validez se discutió precedentemente en este trabajo (ver 2.g. Consideraciones sobre los materiales estudiados). Si bien este autor destaca que “*En su estado actual los Didolodontidae constituyen un conjunto tal vez artificial como fuera reconocido por Simpson (1948), no obstante para considerar esta posibilidad seriamente es imprescindible contar con elementos más firmes*”

(Soria, 2001 p.: 134). Soria no acepta la validez de los Protolipternidae y asumió que el tarso de tipo “litopternoide” reasociado a *Protolipterna* y *Miguelsoria* debería ser el presente en todos los Didolodontidae. En tal sentido, desestimó los tarsos condilartroides reasociados a *Paulacoutoia protocenica* y *Lamegoia conodonta*, así como los reasociados a *Victorlemoinea prototypica*, criterio que alejaría a los Sparnotheriodontidae de los Litopterna. Como he indicado, considerar a los Sparnotheriodontidae como un linaje de “condilartros” no solo es cuestionable por la derivada estructura dental de éstos, incluso en comparación con los Meniscotheridae, sino además por las críticas a las reasociaciones. Soria (2001) consideró además que si la morfología dental de estas formas era derivable de los Litopterna Anisolambdidae la morfología tarsal de los Sparnotheriodontidae no podría ser “regresiva” y debería, presumiblemente ser del tipo “litopternoide”.

Personalmente, no he podido encontrar elementos para refutar las reasociaciones a *Paulacoutoia* y *Lamegoia*. Éstas, si bien provisorias hasta que se descubran restos asociados, me parecen bien fundamentadas y consistentes con la evidencia disponible. Es además consecuente desde un punto de vista filogenético con la reasociación de los elementos tarsales a los más tempranos Kollpaniinae de la SALMA Tiupampense (Muizon *et al.*, 1998). Los astrágalos y calcáneos de los Kollpaniinae presentan una morfología indudablemente “condilartroide”, pero más primitiva que aquélla observable en los tarsos de los Phenacodontidae de América del Norte, clásicamente considerados como el modelo hipotético del tarso de los Didolodontidae (Simpson, 1948). Los Kollpaniinae representan el registro más temprano conocido del arribo a América del Sur de placentarios, a partir de los cuales es factible plantear hipótesis filogenéticas sobre el origen de los “ungulados” paleógenos sudamericanos. En tal sentido, por ejemplo, los astrágalos de *Paulacoutoia* y *Lamegoia* muestran características intermedias entre estas formas y el astrágalo con crestas trocleares bien marcadas característico de los Litopterna. Esto no significa fundamentar una ancestralidad directa de este último a partir de los primeros. En la presente propuesta filogenética (ver cladograma obtenido con pesos implicados figura 5.c.II.), los Litopterna (representados por los Protolipternidae) y los Didolodontidae surgen como grupos hermanos, con un ancestro común más próximo que con cualquier Kollpaniinae. Sintetizando lo hasta aquí expuesto, puede decirse que es evidente que tanto los Litopterna como los Didolodontidae se vinculan a los Kollpaniinae de la SALMA Tiupampense, que constituyen las formas más plesiomórficas y antiguas de “ungulados” de América del Sur, tanto en la morfología dental como

tarsal. A pesar de las restricciones mencionadas por la falta de sinapomorfías, esto justifica en cierta medida a los Panameriungulata.

Del presente análisis, dos planteos mutuamente excluyentes pueden considerarse en relación a los didolodóntidos. La primera opción consiste en que, a la luz de futuros descubrimientos, las reasociaciones de elementos tarsales “condilartroideos” a *Paulacoutoia* y *Lamegoia* sean refutadas a favor de la presencia de un tarso “litopternoide” en todos los Didolodontidae. Esto avalaría los planteos de Soria (2001), y desmembraría la mayor parte de las especies de didolodóntidos como grupos basales de las distintas familias de Litopterna, en función exclusiva de las similitudes dentales. En este sentido, los didolodóntidos serían clasificados como Litopterna en la noción de Scott (1913), pero la familia “Didolodontidae” sería, como se explicó, inválida, ya que las distintas familias de litopternas parecen relacionarse en su estructura dental con distintos didolodóntidos.

Por otra parte, si se confirman las asignaciones de tarsos “fenacodontoideos” a algunas de las formas referidas a los didolodóntidos, no existirían dudas sobre la presencia de al menos dos líneas distintas de “ungulados” bunodontes en la evolución de los “ungulados” paleógenos de América del Sur. Los Didolodontidae representarían “ungulados” de tipo “condilartroide”, en relación a sus tarsos y dentición. Por otro lado, se agruparían los Protolipternidae y posiblemente algunos de los actualmente considerados como didolodóntidos. Estas formas estarían caracterizadas por denticiones bunodontes aunque con un tarso más avanzado, característico del esperable en los Litopterna. De este segundo grupo deberían entonces derivar no solo los Eolipterna y Lopholipterna en la concepción de Soria (2001), sino además los Megadolodiinae, que habrían conservado hasta el Mioceno un tipo de especialización dentaria distinta de la del resto de los Litopterna, con coronas bajas y dientes bunodontes (Cifelli y Villarroel, 1997). De este modo, el término Didolodontidae sería válido en su extensión actual siempre y cuando *Didolodus multicuspis* (tipo de la familia) no demuestre pertenecer al grupo de filiación de los Litopterna, en cuyo caso la familia Protolipternidae sería un sinónimo junior de Didolodontidae, y un nuevo nombre familiar debería erigirse para las formas con tarso “condilartroide”.

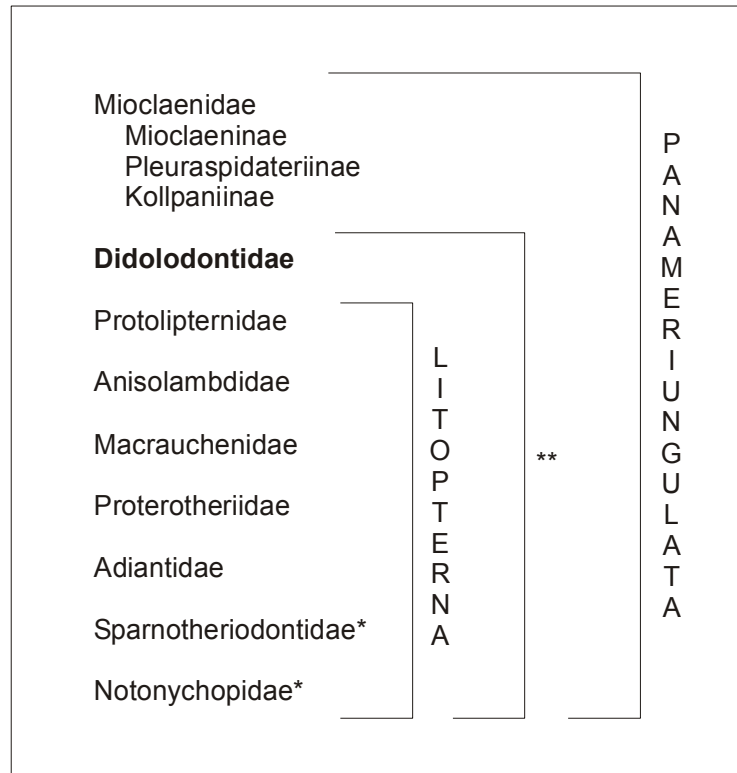


Figura 7.b.II.: Ubicación de los Didolodontidae. * Familias consideradas por otros autores fuera de los Litopterna. Los Sparnotheriodontidae considerados como Orden “Condylarthra” (Cifelli 1983a, 1993; Bergqvist, 1997). Los Notonychopidae como Orden Notopterna (Soria, 1989a, b). ** Nodo innominado según el análisis filogenético aquí presentado.

Adhiero al segundo planteo y, por lo tanto, considero en este trabajo una clasificación que mantenga a la familia Didolodontidae fuera de los Litopterna, y a los Protolipternidae dentro de este último grupo. Esta noción no sólo es consecuente con la propuesta filogenética aquí planteada, sino que además parece ser la opción más racional desde el punto de vista metodológico y práctico. En efecto, aún si mi planteo fuera erróneo, y los didolodóntidos poseyeran en conjunto tarsos avanzados y no “condilartroides”, difícilmente esto se descubra de un día para otro, ya que implicaría el conocimiento del tarso de todos los taxones. Manteniendo a los Didolodontidae, aunque más no sea como hipótesis de trabajo, sería factible en el futuro evaluar uno a uno los taxones para los que se dispongan de nuevos registros, confirmándolos en su asignación o reubicarlos, en caso de presentar morfología “litopternoide”, con los Protolipternidae o la familia de Litopterna con la que se observe la mayor afinidad dental.

DIDOLODONTIDAE

Asmithwoodwardia
Asmithwoodwardia subtrigona

Didolodus
Didolodus multicuspis
Didolodus minor
Didolodus sp. nov.

Ernestokokenia
Ernestokokenia nitida
Ernestokokenia patagonica
Ernestokokenia yirunhor
Ernestokokenia chaishoer

Escribania
Escribania chubutensis
Escribania sp. nov

Lamegoia
Lamegoia conodonta

"Lambdaconus" alius

Megacrodon
Megacrodon planus

Paulacoutoia
Paulacoutoia protocenica

Paulogervaisia
Paulogervaisia inusta

Raulvaccia
Raulvaccia peligrensis

Salladolodus
Salladolodus deuterotheroides

Xesmodon
Xesmodon langi
?Xesmodon proluxus

Figura 7.b.III. Listado alfabético de de género y especies consideradas como Didolodontidae en el presente trabajo.

7.c. Distribución temporal y consideraciones paleobiogeográficas

En la figura 7.c.I y 7.c.II. se observa la adecuación del cladograma de consenso estricto y de uno de los más parsimoniosos, entre los obtenidos a través de la técnica de pesos implicados, al registro fósil. De los diferentes índices propuestos para medir el conflicto entre la información temporal contenida en el registro fósil y un árbol filogenético, no existe una en particular que esté libre de objeciones (Pol *et al.*, 2004). Los más utilizados corresponden al “Gap Excess ratio” (GER) (Wills, 1999), el “Manhattan Stratigraphic Measure” (MSN) (Siddall, 1998; Pol y Norell, 2001) y el “Stratigraphic Consistency Index” (SCI) (Huelsenbeck, 1994), pero incluso estos presentan distintas propiedades y comportamientos dependientes del tamaño del árbol, su topología, y la distribución de las edades (Pol *et al.*, 2004). De estos índices, tanto el GER como el MSN se basan en la antigüedad del carácter, que mide la extensión y cantidad de linajes fantasma, y no fueron utilizados en el presente trabajo debido a la escasez de dataciones absolutas y a los problemas inherentes a las edades relativas de las SALMAs analizadas. Por tal motivo pareció más apropiado el uso del SCI, donde la antigüedad relativa de los nodos del árbol es evaluada en función de la aparición relativa en el registro. El índice corresponde al cociente entre el número de nodos consistentes y el número de nodos totales, considerando que un nodo es consistente, cuando la antigüedad del primer registro de su grupo hermano es igual o mayor que el registro más antiguo del nodo considerado (Huelsenbeck, 1994). Sin embargo, es importante notar que este índice es extremadamente sensible a la topología del árbol y, por lo tanto, una lectura de los resultados en crudo sin ponderar las limitaciones inherentes a la aplicación de método podría conducir a interpretaciones erróneas.

Se calculó el índice SCI (Huelsenbeck, 1994) para el consenso estricto obtenido de los seis árboles más parsimoniosos, obtenidos a través de la técnica de pesos implicados y para uno de esos seis árboles más parsimoniosos. Los valores de SCI son 0.64 y 0.63 para el primer y segundo árbol respectivamente. El valor de 0.64 para el árbol de consenso estricto, donde existe una importante politomía dentro de los Didolodontidae (*L. conodonta* – *E. patagonica* – *A. subtrigona* – *E. yirunhor* – *P. inusta* – *S. deuterotheroides* – (*E. nitida* – *E. chaishoer*)) parece indicar una buena adecuación de los nodos al registro fósil. Sin embargo, esto debe ser evaluado con cautela, ya que para el segundo árbol el valor del SCI es más próximo al valor mínimo alcanzado en árboles balanceados o resueltos. En efecto el árbol más parsimonioso seleccionado presenta una única politomía en uno de los nodos dentro de los Kollpaniinae (*T. minutus* -

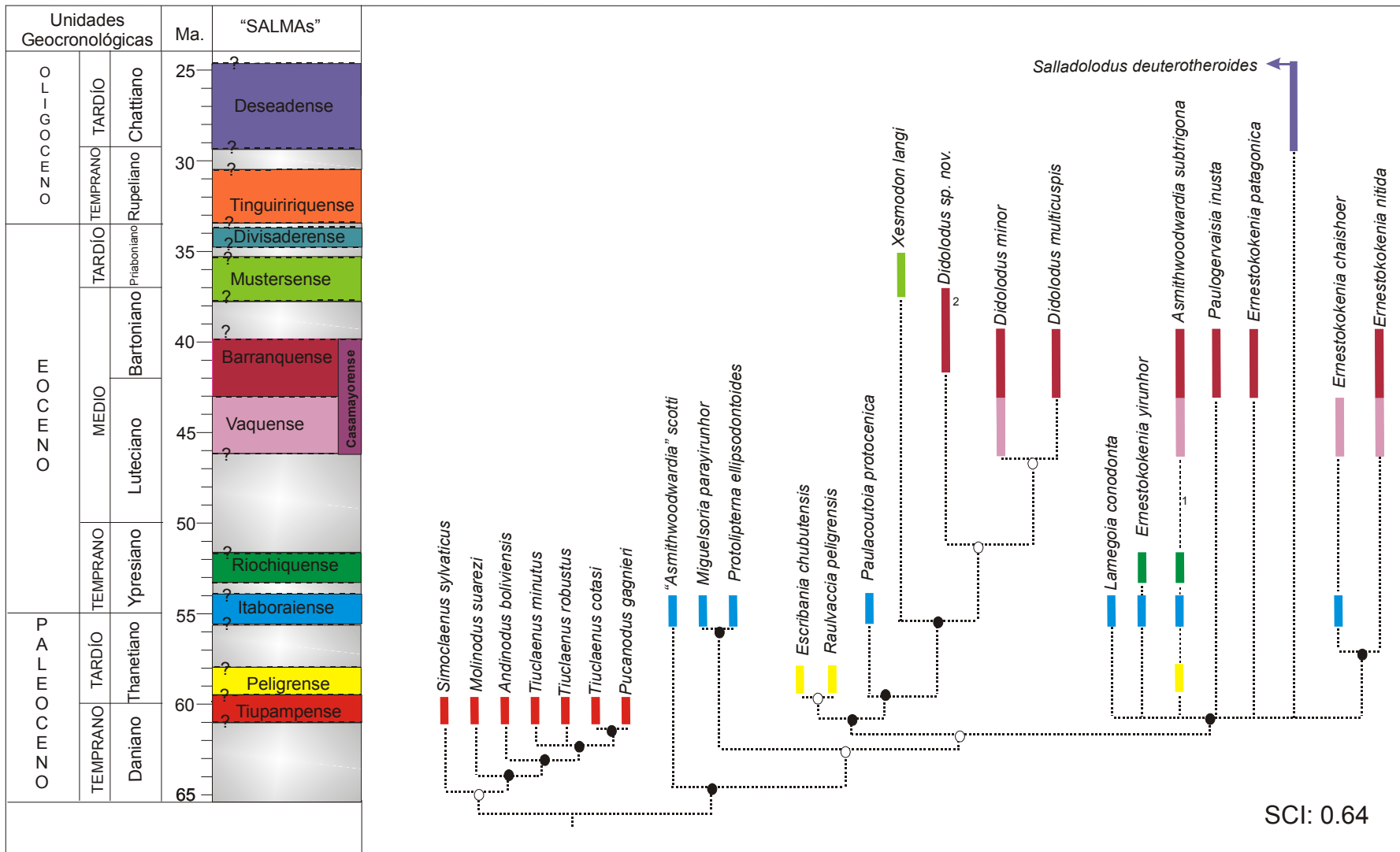


Figura 7.c.I. Distribución temporal de los taxones analizados sobre el cladograma de consenso estricto de los 6 más parsimoniosos obtenidos a través de la técnica de pesos implicados. \bullet nodos consistentes y \times nodos inconsistentes *sensu* Huelsenbeck (1994). ¹ *Didolodus* sp. nov. proviene de un nivel en la Gran Barranca post Barranquense y pre Mustersense. ² Se incluyen aquí también los especímenes *Asmithwoodwardia* cf. subtrigona.

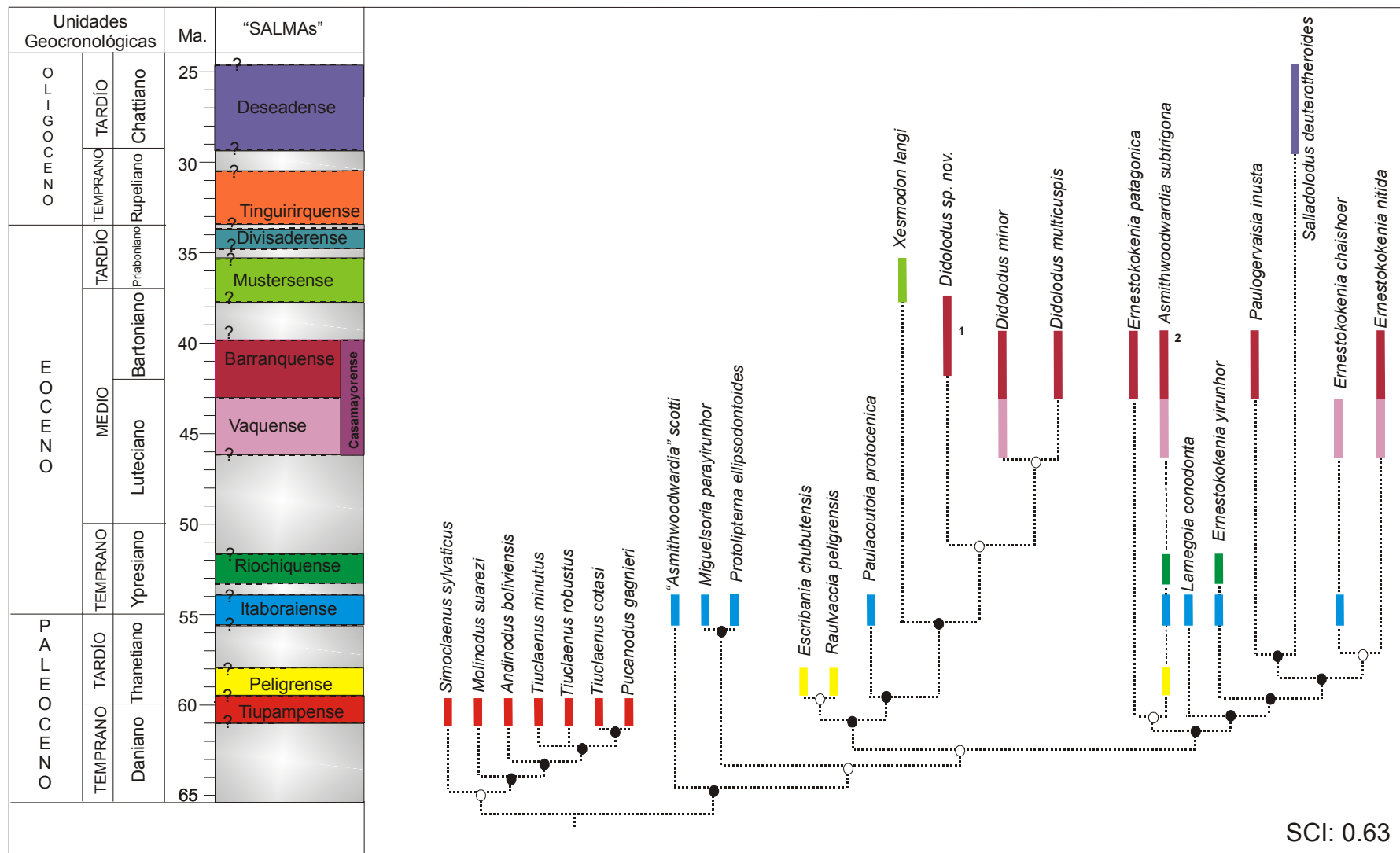


Figura 7.c.II. Distribución temporal de los taxones analizados sobre uno de los 6 cladogramas más parsimoniosos obtenidos a través de la técnica de pesos implicados. \bullet nodos consistentes y \circ nodos inconsistentes *sensu* Huelsenbeck (1994). ¹ *Didolodus* sp. nov. proviene de un nivel en la Gran Barranca post Barranquense y pre Mustersense. ² Se incluyen aquí también los especímenes *Asmithwoodwardia* cf. subtrigona.

T.robustus (*T. cotasi* - *P. gagnieri*)), mientras que el resto de los taxones aparecen totalmente resueltos. Considerando situaciones experimentales, el valor del SCI de 0.64 obtenido no es significativo, ya que para árboles con topología resuelta estos valores fluctúan entre 0.5 y 1 (Pol *et al.*, 2004). En una interpretación lineal, los bajos valores obtenidos indican una relativamente baja adecuación de las relaciones filogenéticas al orden de aparición cronológica de los distintos taxones según los datos del registro fósil. Sin embargo, esto se debe no sólo al carácter provisorio de las relaciones aquí planteadas, sino también a los importantes hiatos en el registro fósil de mamíferos de América del Sur, lo que podría estar condicionando directamente la antigüedad de cada nodo y por consiguiente, los valores obtenidos.

Parece más apropiado analizar la consistencia de los nodos visualizando los grandes grupos analizados. El registro de los Didolodontidae se inicia en el más temprano Paleoceno Tardío (Peligrense) y no se extiende más allá del Oligoceno Tardío (Deseadense). La interpretación de una mayor antigüedad para el Tiupampense respecto del Peligrense, tal como se discutió precedentemente (3.b. Localidades con faunas Tiupampense y Peligrense) es consistente con la aparición de los didolodóntidos y el más temprano registro de los Kollpaniinae. Considerando la posición relativa dentro de los árboles analizados de los taxones peligrenses (*Escribania*, *Raulvaccia* y *Asmithwoodwardia*), se observa que todas estas formas son mucho más derivadas respecto de los más primitivos Kollpaniinae. Considerar por lo tanto al Tiupampense como una SALMA más moderna que el Peligrense (Marshall *et al.*, 1997) no sería al menos consecuente con el presente análisis filogenético ni con otros presentados precedentemente (Muizon y Cifelli, 2000; Gelfo, 2004a) donde las filogenias más parsimoniosas muestran que los Kollpaniinae constituyen formas primitivas respecto de los Didolodontidae y Litopterna.

Los Didolodontidae tuvieron la mayor diversidad específica durante las SALMAS Itaboraiense y Casamayoreense (subedad Barranquense). Es muy factible que el descenso en la diversidad específica de didolodóntidos para el Riochiquense se deba a un problema de muestreo para las localidades estudiadas, ya que no se conocen didolodóntidos que puedan ser considerados exclusivos de dicha SALMA (figura 7.c.III.), a diferencia de las restantes. En cuanto al registro más moderno, correspondiente a *Salladolodus deuterotheroides* de Bolivia, es conocido por escasos restos y su identidad como Didolodontidae ha sido cuestionada, aunque, como se explicó precedentemente no refutada. Además la ausencia de didolodóntidos para el Divisaderense y el Tinguiririquense, implica un importante salto temporal y geográfico, desde los registros de la

SALMA Mustersense del Eoceno Tardío de Patagonia hasta el Deseadense de Bolivia, que implicaría la retracción de los didolodóntidos a bajas latitudes de América del Sur y su aparente exclusión del escenario patagónico.

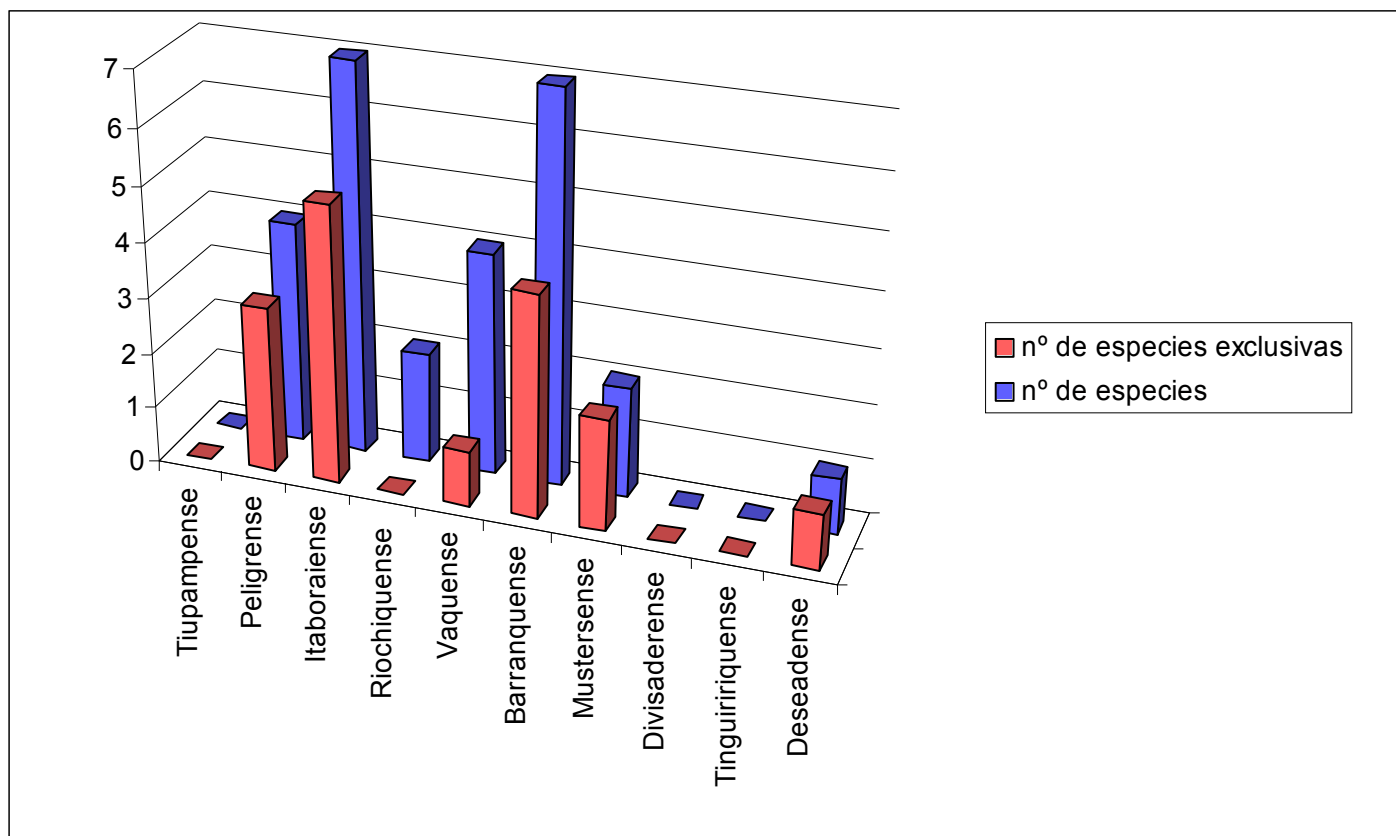


Figura 7.c.III. Número de especies de Didolodontidae para las distintas SALMAs consideradas (Casamayorensis dividida en subedades Vaquense y Barranquense), destacando el número de taxones exclusivos (se han incluido además de los taxones del análisis filogenético, *Escribania* sp. nov. y *Megacrodon planus*)

El registro de los didolodóntidos se encuentra restringido a diversas localidades paleógenas de América del Sur. La estrecha relación con los Mioclaenidae presupone una temprana diferenciación a partir de estas formas, que habrían tenido importantes eventos de dispersión y cladogenéticos desde América del Norte. Una interpretación alternativa en donde las migraciones de “condilartros” se producían desde América del Sur a América del Norte planteada por Gayet *et al.* (1992) no puede sustentarse actualmente en razón del conocimiento del registro fósil, en particular el conocimiento de mamíferos mesozoicos en América del Sur y América del Norte.

La radiación y dispersión de las formas “condilartroides” no se encuentra restringida a América del Sur. La presencia de en el Eoceno Temprano de Marruecos de dos taxones considerados como cf. *Phenacondonta* y cf. *Mioclaenidae*, (Gheerbrant *et al.*, 2001) indica que la dispersión de estos grupos durante el Paleógeno ha sido indudablemente mucho mayor de lo que se ha considerado hasta el presente. El primero de ellos, *Ocepia daouiensis* Gheerbrant *et al.* (2001) ha sido comparado con los *Mioclaenidae*, *Didolodontidae* y *Protolipternidae*. *Ocepia* difiere de los *Kollpaniinae* por el mayor desarrollo del talónido en los molares, recordando más la morfología derivada de *Didolodus*. Sin embargo, se diferencia de cualquiera de los didolodóntidos descritos especialmente por la presencia de un entolófidio incipiente, y un p4 más simplificado con talónido y metacónido reducido, en el que se desarrolla de una crístida mesiodistal más que de un protocónido voluminoso y grande con características machacantes. Las similitudes entre *Ocepia* y los didolodóntidos fueron consideradas como una combinación de paralelismos y plesiomorfías (Gheerbrant *et al.*, 2001), no existiendo relaciones filogenéticas sugestivas concluyentes de un vínculo paleobiogeográfico. En tal sentido, lo mismo puede concluirse en comparación con los Notoungulata con quienes *Ocepia* comparte la presencia de caracteres en común, en particular el desarrollo de entolófidio o la pre y postmetacrístida.

El otro taxón africano corresponde a *Abdounodus hamdii* Gheerbrant *et al.*, 2001, quien muestra las mayores afinidades con los *Mioclaenidae* y, si bien fue comparado con los *Kollpaniinae*, los autores consideraron que probablemente represente una nueva subfamilia (Gheerbrant *et al.*, 2001). *Ocepia* y *Abdounodus* son conocidos solo por escasos restos de la dentición inferior. Esto restringe las asignaciones sistemáticas, siendo muy probable que el descubrimiento de la dentición superior permita comprender mejor las relaciones de estos taxones con otros “condilartros”, ya que la dentición inferior muestra por lo general un mayor número de caracteres primitivos que enmascaran las afinidades (e.g.: las similitudes de la dentición inferior de *Escribania chubutensis* y *Raulvaccia peligrensis* con los *Kollpaniinae*, y la existencia de caracteres más derivados como la presencia de hipocono en los molares superiores).

Por el momento, la importante radiación mundial de los diversos linajes de “condilartros” (excepto Australia y la Antártida¹) ilustran un importante cosmopolitismo donde se hace evidente

¹ Una opinión distinta sobre la presencia de estas formas en la Antártida, sería consecuente con la aceptación de los *Sparnotheriodontidae* como “condilartros” (Cifelli, 1983a; 1993), no seguida en este trabajo. Sin embargo, incluso si se aceptara, esta familia correspondería a formas dentalmente lofoselenodontes, mucho más especializadas que las bunodontes a las que se hace referencia.

que estas formas han tomado una importante ventaja de los nichos ecológicos vinculados especialmente con la herbivoría y omnivoría. En América del Sur en particular, los Kollpaniinae no parecen estar asociados a posibles grupos competidores de alguno de los linajes de mamíferos mesozoicos gondwánicos. Si bien la presencia de estos últimos en faunas cretácicas de Bolivia no se descarta (ver mamíferos descritos en Gayet *et al.*, 2001), los Kollpaniinae y la fauna asociada de la localidad de Tiupampa parecen representar una importante radiación sobre nichos vacantes. Por el contrario, los más tempranos registros de Didolodontidae se encuentran asociados a linajes de mamíferos gondwánicos, tales como el drioléstido *Peligrotherium tropicalis* (Gelfo y Pascual, 2001) y el gondwanaterio *Sudamerica ameghinoi* (Pascual *et al.*, 1999), lo que podría haber producido una importante competencia por los recursos. En tal sentido es interesante comparar los distintos modelos de reemplazo ecológico en el registro fósil, por ejemplo aquellos en donde la competencia del grupo reemplazante es el causante de la extinción del grupo precedente, o aquellos modelos donde la desaparición de un determinado grupo es producida por una extinción en masa vinculada a otras causas (Benton, 1987) como las colectivamente denominadas hipótesis “Court Jester” (Barnosky, 2001). Si se compara el registro fósil de los Dryolestida y de los Eutheria para el Cretácico y el Paleoceno en América del Sur, se observa un patrón de doble cuña invertida en donde la morfología de ambos clados se encuentra negativamente correlacionada. Además del registro coetáneo, estos clados muestran una tendencia similar en la morfología dental, con una progresiva especialización de la bunodoncia y el incremento de la superficie machacante que se observa en las formas de la SALMA Peligrense. En los drioléstidos esto se produjo por el fuerte hinchamiento de los dientes y la hipertrofia de las piezas medias, generando un importante paracono machacante como el presente en *Peligrotherium tropicalis* (Gelfo y Pascual, 2001). Los didolodóntidos, por otra parte, no solo enfatizaron el tamaño de la cúspide machacante heredada de los más tempranos euterios, el protocono, sino que adquirieron una nueva cúspide de posición distolingual, el hipocono, que se encuentra particularmente especializada en el m3 de *Escribania chubutensis*. Hasta qué punto estas evidencias son sugestivas de competencia y desplazamiento entre estas formas no puede certificarse con los importantes hiatos del registro fósil para el límite Cretácico – Terciario. No obstante, la similitud claramente convergente en la bunodoncia de las formas mesozoicas y paleógenas, de drioléstidos y euterios, respectivamente (Pascual *et al.*, 2002), es una fuerte evidencia a favor de la utilización de nichos ecológicos similares.

8. CONCLUSIONES

- En el presente análisis los Panameriungulata no se encuentran sustentados por caracteres derivados. Su empleo como hipótesis de trabajo es utilizada en este trabajo, pero es importante que un análisis posterior, incluyendo la totalidad de los grupos de “ungulados” sudamericanos, permita definir dicho agrupamiento.
- El análisis filogenético confirma la monofilia de los Mioclaenidae Kollpaniinae. En todos los tipos de análisis filogenéticos implementados en este estudio, estos se recuperan como un grupo natural, lo cual constituye un dato de particular interés si se considera la debilidad de dicho agrupamiento en análisis previos (Muizon y Cifelli, 2000; Gelfo, 2004). Las sinapomorfías que fundamentan dicha monofilia no corresponden a caracteres de la dentición superior. Los Kollpaniinae quedan de este modo diagnosticados nuevamente por la dentición inferior aunque, a diferencia de los análisis previos, por un mayor número de caracteres.
- Los Didolodontidae constituyen un grupo monofilético a través del análisis realizado con pesos implicados, soportado por diversas sinapomorfías. La validez de este agrupamiento, sin embargo, parece ser cuestionada por las consideraciones respecto al postcráneo de este grupo. La ausencia de elementos tarsales en asociación directa con dientes, no permite ser concluyente a la hora de determinar si los didolodóntidos constituyen en su totalidad un tipo adaptativo particular de los Litopterna o simplemente una radiación de “ungulados” bunodontes a partir de antiguos Mioclaenidae en América del Sur.
- El análisis aquí presentado, aceptando la reasociación de elementos postcraneales en particular a *Paulacoutoia protocenica* y *Lamegoia conodonta*, permite considerar a los Didolodontidae como una temprana radiación de “ungulados” bunodontes a partir de los Mioclaenidae sudamericanos. Los Didolodontidae constituyen, en este análisis el grupo hermano de los Protolipternidae.
- Los Didolodontidae presentan dos grandes agrupamientos. El más consistente en todos los análisis se encuentra conformado por *Escribania chubutensis* y *Raulvaccia peligrensis*; *Paulacoutoia protocenica*, *Xesmodon langi* y las especies de *Didolodus*.
- En el segundo gran clado, las relaciones filogenéticas no son totalmente claras. En particular, las especies de *Ernestokokenia* no constituyen una agrupación monofilética, a

excepción de *E. chaishoer* y *E. nitida*, las que son recuperadas siempre como un clado bien sustentado. La posición fluctuante de *E. patagonica* en los árboles analizados es indudablemente consecuencia del escaso conocimiento de este taxón, representado sólo por escasos molares superiores. *E. yirunhor* presenta una posición más próxima al nodo conformado por (*E. chaishoer* - *E. nitida*)

- *Asmithwoodwardia* ha resultado constituir en el presente estudio un género polifilético, lo que sustenta observaciones previas sobre las importantes diferencias entre *Asmithwoodwardia subtrigona* y "*Asmithwoodwardia*" *scotti*. Esta última especie es considerada en este trabajo como un nuevo género de posición sistemática incierta, ya que no solo no es factible vincularlo con los Didolodontidae, sino con los Protolipternidae.
- La ubicación de *Asmithwoodwardia subtrigona* como un Litopterna Protolipternidae es descartada a favor de su ubicación entre los Didolodontidae. En efecto no existen elementos que puedan validar dicha asignación siguiendo las propuestas de Cifelli (1983a, 1993) o Muizon y Cifelli (2000). Si bien es probable que en un futuro pueda justificarse la misma por el descubrimiento de postcráneo de tipo "litopternoide", no existe ninguna evidencia fáctica que la sustente de momento. Además, las mismas especulaciones serían igualmente válidas para el resto de los taxones de didolodóntidos.
- *Raulvaccia peligrensis*, considerado por Muizon y Cifelli (2000) como sinónimo de *Escribania chubutensis*, constituye según el presente análisis un taxón válido.
- *Escribania chubutensis*, *Escribania*. sp. nov y *Raulvaccia peligrensis* no corresponden al grupo de los Mioclaenidae Kollpaniinae como originalmente fueron descriptas las formas peligrenses. Su inclusión dentro de los más avanzados Didolodontidae se encuentra justificada por la presencia sinapomorfías, tales como la presencia de hipocono en los molares. *Escribania* y *Raulvaccia* son recuperados en los análisis como un clado bien diferenciado dentro de los Didolodontidae. La erección de una subfamilia que reúna estas formas no puede descartarse pero parece de momento prematura.
- Las especies del género *Didolodus* son las mejores fundamentadas en todos los análisis realizados y las mejores conocidas en función de los materiales existentes. Una nueva especie de *Didolodus* de mayor tamaño que las anteriores constituye el último registro de este prolífico género de didolodóntidos.

- Los caracteres dentales utilizados hasta el momento para el estudio filogenético muestran que, en un gran número de casos, las homoplasias se manifiestan fundamentalmente en los molares inferiores. Las principales apomorfías surgen por el contrario de los molares superiores.
- Desde el punto de vista dentario, el desarrollo de los estilos en los dientes superiores, la ausencia de los pliegues labiales en el paracono y metacono, el tipo de desarrollo del hipocono, su distancia respecto al protocono, el trayecto de la entocrista, y la presencia de neoparalófidio y neoparacónido, podrían constituir caracteres de utilidad a la hora de diferenciar formas de Didolodontidae de los Litopterna. Sin embargo, no puede descartarse totalmente la hipótesis implícitamente planteada por Ameghino (1901) y explícitamente por Soria (2001) en relación al tarso de tipo "litopternoide" de los Didolodontidae, lo cual dejaría en efecto sin valor estas observaciones.
- En líneas generales, si se compara la diversidad de "ungulados" del Paleógeno de América del Sur, las presiones selectivas que pudieran ser responsables de las modificaciones de los elementos tarsales y dentales, no parecen haber estado siempre asociadas, si se considera por ejemplo la persistencia de denticiones braquiodontes y bunodontes como la de *Megadolodus molariformis* asociada a un postcráneo avanzado de tipo "litopternoide". Otra muestra de presiones selectivas diferenciales se vincula con la morfología tarsal de los Notoungulata, claramente comparable a la de los "Condylarthra" (Bergqvist, 1996). Pero la presencia de caracteres dentales, y en particular del oído, parecen mostrar rasgos sumamente avanzados.
- El desarrollo de la mastofauna del Paleógeno de América del Sur se encuentra dominada por grupos de mamíferos placentarios y marsupiales. En este contexto, el ingreso de los más primitivos euterios, los Mioclaenidae Kollpaniinae, y la temprana radiación de los Didolodontidae, presupone un cambio drástico respecto de los mamíferos del Mesozoico, puesto que ninguno de los grupos representados en Gondwana, incluso aquellos que superan el límite K-T (Gondwanatheria y Dryolestida), sobrevive más allá del Paleoceno temprano, cuando los primeros Didolodontidae hacen su aparición en el registro fósil.
- Ciertas similitudes entre diversos taxones Mesozoicos y los Didolodontidae, como el desarrollo de dientes bunodontes, parecen indicar que estos últimos se diversificaron sobre nichos similares.

9. BIBLIOGRAFÍA

- Abel, O.1928. Unterordnung: Litopterna. En: Weber, Max, Die Säugetiere. Zweite Auflage. Jena, Gustav Fisher, vol.2, pp. 695-700.
- Alonso, R.N. y Fielding, E.J. 1986. Acerca de un nuevo yacimiento de vertebrados paleógenos en la Puna Argentina (Antofagasta de la Sierra, Catamarca). *III Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*. Resúmenes: 5. Buenos Aires.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Acta de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*. Buenos Aires, 6, pp I-xxxii, 1-1027, 1-98
- Ameghino, F.1895. Sur les oiseaux fossiles de patagonie et la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium* II. Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino*. Buenos Aires 15:603-660.
- Ameghino, F.1897. Mammifères crétacés de l' Argentine. (Deuxième contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*). *Boletín del Instituto Geográfico Argentino*. Buenos Aires 18: 406-429, 431-521.
- Ameghino, F.1899. Sinopsis Geológico-paleontológica. Suplemento (adiciones y correcciones). La Plata, 13 pp.
- Ameghino, F.1901. Notices préliminaires sur des ongulés nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*. Buenos Aires 16: 350-426.
- Ameghino, F. 1902a. Notices préliminaires sur des mammifères nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*. Buenos Aires 17: 5-70
- Ameghino, F. 1902b. Líneas filogenéticas de los proboscídeos. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 8:19-43.
- Ameghino, F. 1902c. Sur le type primitif des molaires plexodontes des mammifères. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 8: 419-439.
- Ameghino, F. 1902d. Cuadro sinóptico de las formaciones sedimentarias terciarias y cretácicas de la Argentina, en relación con el desarrollo y la descendencia de los mamíferos. *Anales Museo Nacional de Historia Natural*. 8, 1-12.
- Ameghino, F. 1903. L'âge des formations sédimentaires de Patagonie. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*. Vols, 50, 54, pp.3-231.
- Ameghino, F. 1904a. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*. Buenos Aires, 56:193-209-8; 57: 162-175, 327-341; 58: 35-41, 56-71, 182-192, 225-240, 241-291
- Ameghino, F. 1904b. Recherches de morphologie phylogénétique sur les molaires supérieures des ongulés. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 9:1-541
- Ameghino, F. 1904c. La perforación astragaliana en los mamíferos no es un carácter originariamente primitivo. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 11: 349-460
- Ameghino, F. 1905. La faceta articular inferior única del astrágalo de algunos mamíferos no es un carácter primitivo. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 12: 1-64.
- Ameghino, F. 1906. Les formations sédimentaires du crétacé supérieur et du tertiaire de Patagonie avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de L' ancien continent. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* Ser.3, 15 (8): 1-658

- Ameghino, F. 1913-1936. Obras completas y correspondencia científica de Florentino Ameghino. Edición oficial ordenada por el Gobierno de la Provincia de Buenos Aires. La Plata, Impresiones Oficiales, 24 volúmenes.
- Anantharaman, S. y Das Sarma, D.C. 1997. Palaeontological studies on the search of micromammals in the infra and intertrappean sediments of Karnataka. *Records of the Geological Survey of India* 130: 239–240.
- Andreis, R., Mazzoni, M. y Spaletti, L. 1975. Estudio estratigráfico y paleoambiental de las sedimentitas terciarias entre Pico Salamanca y Bahía Bustamante, Provincia de Chubut, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 30 (1): 85-103
- Aragón, E. & M. M. Mazzoni, 1997. Geología y estratigrafía del complejo volcánico-piroclástico del Río Chubut medio (Eoceno). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* LII(3): 243-256.
- Archibald, J.D. 1982. A study of Mammalia and geology across the Cretaceous- tertiary boundary in Gardfield County, Montana. *University of California Publications in Geological Sciences* 122: 1-286.
- Archibald, J.D. 1983. Structure of the K-T mammal radiation in North America: speculations on turnover rates and trophic structure. *Acta Palaeontologica Polonica* 24:7-17.
- Archibald, J.D. 1998. Archaic ungulates (“Condylarthra”) En: Janis, C.M.; Scott, K.M; Jacobs, L.L. (Eds.). *Evolution of Tertiary Mammals of North America. Volumen 1: Terrestrial carnivores and ungulatelike mammals*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 292-329.
- Archibald, J.D., Rigby, J.K. Jr., y Robinson, S.F. 1983a. Systematic revision of *Oxyacodon* (Condylarthra, Periptychidae) and a description of *O. ferronensis* n.sp. *Journal of Paleontology* 57: 53-72
- Archibald, J.D., Schoch, R.M, y Rigby, J.K. Jr .1983b. A new subfamily, Conadontinae, and a new species, *Conacodon kohbergeri* of Periptychidae (Condylarthra, Mammalia). *Postilla* 191: 1-24.
- Barnosky, A. D. 2001. Distinguishing the effects of the Red Queen and Court Jester on Miocene mamad evolution in the northern Rocky Mountains. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21:172–185.
- Benton M.J. 1987. Progress and competition in macroevolution. *Biological Reviews* 62:305–38
- Benton, M. J. 1995. Testing the time axis of phylogenies. *Philosophical Transactions Royal Society of London* 349: 5-10.
- Bergqvist, L. 1996. Reassociação de pós-crânio às espécies de ungulados da Bacia de S.J. Itaboraí (Paleoceno), Estado do Rio de Janeiro, e Filogenia dos “Condylarthra “ e ungulados Sul-Americanos com base no pós- crânio. Tesis Doctoral. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Curso de pós- graduação em geociencias. 2 vol. 401 pp.
- Bergqvist, L. 2002. Advantages and restrictions in the use os postcranial skeleton in phylogenetical análisis: the example of the “Condylarthra” of the São José de Itaboraí Basin. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 60 (3): 183-187.
- Bergqvist, L., Abrantes, E.A.L., y Avila, L. 2004. The Xenarthra (Mammalia) of São José de Itaboraí Basin (upper Paleocene, Itaboraian), Rio de Janeiro, Brazil. *Geodiversitas* 26 (2): 323-337.
- Bertini, R., Marshall, L., Gayet, M. y Brito, P. 1993. Vertebrate faunas from the Adamantina and Marília formations (Upper Baurú Group, late Cretaceous, Brazil) in their stratigraphic and paleobiogeographic context. *Neues Jahrbuch for Geologic and Palaontologie* 188: 71-101.
- Bonaparte, J.F., Van Valen, L. y Kramartz, A. 1993. La Fauna Local de Punta Peligro, Paleoceno inferior, de la provincia de Chubut, Patagonia, Argentina. *Evolutionary Monographs* 14:1-61
- Bonaparte, J.F y Morales, J. 1997. Un primitivo Notonychopidae (Litopterna) del Paleoceno Inferior de Punta Peligro, Chubut Argentina. *Estudios Geológicos* 53: 263-274.

- Bond, M. 1988. Consideraciones sobre la morfología de los molariformes inferiores en los Notoungulata. V *Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, La Plata. Resúmenes:76 -77.* -
- Bond, M., Carlini, A.A, Goin, F.J, Legarreta, L., Ortiz-Jaureguizar, E., Pascual, R., Uliana, M.A. 1995. Episodes in South American Land Mammal Evolution and Sedimentation: Testing their apparent concurrence in a Paleocene succession from Central Patagonia. VI *Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Actas: 47-58 Trelew.
- Bond, M., López, G. M. y Reguero, M. A. 2002. El valor bioestratigráfico de los Ungulados registrados en el Eoceno de Paso del Sapo, Chubut. *Ameghiniana* Suplemento 39 (4): 6R-7R.
- Bond, M., Reguero, M. A., Vizcaíno, S. F. y Marensi, S. A. (en prensa) A new "South American ungulate" (Mammalia: Litopterna) from the Eocene of the Antarctic Peninsula.
- Bown, T.M., y Kraus. M.J. 1979. Origin of the Tribosphenic Molar and Metatherian and Eutherian Dental Formulae. En: J.A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska, y W.A. Clemens (Eds.). *Mesozoic Mammals: The First Two-Thirds of Mammalian History*. University of California Press, Berkeley. pp. 172–181.
- CADE 1992: Código Argentino de Estratigrafía. Comité Argentino de Estratigrafía. Serie B (Didáctica y Complementaria) N° 20. Asociación Geológica Argentina, Buenos Aires 64 pp.
- Campbell, J.A. y Frost D.R. 1993. Anguid lizard of the genus *Abromia*: Revisionary notes , descriptions of four new species, a phylogenetic analysis and a key. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 216:1-121.
- Cande, S.C. y Kent, D.V. 1992. A New Geomagnetic polarity Time Scale for the Late cretaceous and Cenozoic. *Journal of Geophysical Research* 97 (B10): 13.917-13.951.
- Cande S.C. y Kent D.V. 1995. Revised calibration of the geomagnetic polarity timescale for the Late Cretaceous and Cenozoic. *Journal of Geophysical Research* 100 (B4): 6093-6095.
- Carlini, A. A., Gelfo, J.N. y Sánchez, R. (en prensa). First record of the strange Megadolodinae (Mammalia, Litopterna, Protherotheriidae). En: The Urumaco Formation (Late Miocene), Venezuela. *Journal of Systematic Paleontology*.
- Carroll, R.L. 1988. *Vertébrate Paleontology and Evolution*. Freeman and Company, New York . 698 pp.
- Cerdeño, E., López, G. y Reguero, M. 2005. Sobre un Mesotheriidae (Mammalia, Notoungulata) de la Formación Mariño y sus implicancias sobre la identidad de la "Edad Mamífero" Divisaderense. *Reunión Anual de Comunicaciones de la APA y 50° Aniversario de las Asociación Paleontológica Argentina, Puerto Madryn, 2005*. Resúmenes p. 42.
- Cifelli, R. L. 1983a. The origin and affinities of the South American Condylarthra and early Tertiary Litopterna (Mammalia). *American Museum Novitates* 2772: 1–49.
- Cifelli, R. L. 1983b. Eutherian tarsals from the late Paleocene of Brazil. *American Museum Novitates* 2761: 1-31.
- Cifelli, R.L. 1985. Biostratigraphy of the Casamayoran, Early Eocene, of Patagonia. *American Museum Novitates* 2820 : 1-26.
- Cifelli, R. L. 1993. The Phylogeny of the native South American Ungulates. En: Szalay, F.S., Novacek, M.J. y McKenna, M. (Eds.). *Mammal Phylogeny: Placentals*. Springer-Verlag. New York. P. p 95-216
- Cifelli, R. L. y Soria, M. 1983. Systematics of the Adiantidae (Litopterna, Mammalia). *American Museum Novitates* 2771: 1–25.
- Cifelli, R. L. y Guerrero- Díaz, J. 1989. New remains of *Protoatherium colombianus* (Litopterna, Mammalia) from the Miocene of Colombia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 9 (2): 222-231.

- Cifelli, R.L., Schaff, C.R., y McKenna, M. 1989. The relationships of the Arctostylopidae (Mammalia): New data and Interpretation. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 152 (1): 1-44.
- Cifelli, R. L. y Guerrero Díaz, J.. 1997. Litopterns.. En: Kay, R.H; Cifelli, R.L. y Flynn, J.J. (Eds.) Vertebrate paleontology in the Neotropics: the Miocene fauna of La Venta, Colombia. Smithsonian Institution Press, Washington, DC. pp: 289-302
- Cifelli, R.L. y Villarroel, C. 1997. Paleobiology and Affinities of *Megadolodus*. En: Kay, R.F., Madden, R.H., Cifelli, R.L. y Flynn, J.J. Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene fauna of La Venta, Colombia. Smithsonian Institution Press, Washington DC, pp. 265-287.
- Cione, A.L y Tonni, E.P. 1991. Unidades cronoestratigráficas o Edades mamífero: ¿es realmente una alternativa? . *Ameghiniana*, 28(3-4):404.
- Cione, A.L y Tonni, E.P. 1995. Chronostratigraphy and "Land Mammal Ages" in the Cenozoic of southern South America: principles, practices and the "Uquian" problem. *Journal of Paleontology* 69 (1):135-159.
- Cope, E. D. 1881. On some Mammalia of the lowest Eocene beds of New México. *Paleontological Bulletin* 33: 484-495.
- Cope, E.D. 1884. The Condylarthra. *American Naturalist* 18:790-805.
- Crochet, J. 1980. Les marsupiaux du Tertiaire d'Europe. Editions de la Fondation Singer-Polignac, Paris. 279 pp.
- Crompton A. W. y Hylander W. L. 1986.Changes in mandibular function following the acquisition of a dentary-squamosal joint. En: Hotton N., III, MacLean P. D., Roth J. J. (Eds.) The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. pp. 263-282
- Cuozzo, F.P. 2003. Dental variation and temporal change in early Eocene *Hyopsodus* (Mammalia, Condylarthra) from the Powder River Basin, Wyoming. *PaleoBios* 22 (2): 1-9.
- Dal Piaz, G.1930. I mammiferi dell' Oligocene veneto. Creodonta. *Mem. Inst. Geol. Univ. Padova*, 8:1-17
- Dixon, D., Cox, B., Savage R.J.C., y Gardiner, B. 1993. Enciclopedia de dinosaurios y animales prehistóricos. Tusquets, pp. 312
- Dewar, E. W. 2003. Functional diversity within the Littleton fauna (early Paleocene), Colorado: evidence from body mass, tooth structure, and tooth wear. *PaleoBios* 23:1–19.
- Emry, R.J., Russell, L.S., Bjork, P.R. 1987. The Chadronian, Orellan, and Whitneyan North American land mammal ages. En: Woodburne, M.O. (Ed.) Cenozoic Mammals of North America: Geochronology and Biostratigraphy. University of California Press, Berkeley, pp. 118– 152.
- Erfurt, J. y Averianov, A. 2005. Enigmatic ungulate-like mammals from the Eocene of Central Asia. *Naturwissenschaften* 92: 182-187,
- Eldredge, N. y Cracraft, J. 1980. Phylogenetic patterns and evolutionary process. New York: Columbia University press.
- Evander, R.L., 1986. Formal redefinition of the Hemingfordian–Barstovian land mammal age boundary. *Journal of Vertebrate Paleontology* 6: 374– 381.
- Farris, J.S., 1969. A successive approximations approach to character weighting. *Systematic Zoology* 18: 374– 385.
- Farris, J.S. 1970. Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology* 19:83-92.
- Farris, J. 1982. Simplicity and informativeness in systematics and phylogeny. *Systematic Zoology*. 31: 413-444

- Farris, J. S. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* 5:417- 419.
- Feruglio, E.1931. Nuevas observaciones geológicas en la Patagonia central. Dir. Gen. Yac. Petrol. Fisc., Cont. 1^{ra} Reun. Nac. Geog., 4: 1-24.
- Feruglio, E.1938. Nomenclatura estratigráfica de la Patagonia y Tierra del Fuego. Boletín de Información Petrolera. Y.P.F., Buenos Aires, 171: 1-25.
- Feruglio, E. 1949. Descripción geológica de la Patagonia. *Yacimientos Petrolíferos Fiscales* 2: 1349
- Fidalgo. 1975
- Flynn, J. J., Wyss, A. R., Croft, D. A. y Charrier, R., 2003. The Tinguiririca Fauna, Chile: biochronology, and a new earliest Oligocene South American Land Mammal 'Age'. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 195: 229-259.
- Forasiepi, A., Rougier, G. y Martinelli, A. 2004. A new mammal from the Jurassic Cañadon Asfalto Formation, Chubut Province (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology* 24(3):59A.
- Freitas, R.O. 1951a. Relevos policíclicos na tectônica do Escudo Brasileiro. *Bol. Paul. Geogr.* 7: 3-19.
- Freitas, R.O. 1951b. Ensaio sobre o relevo tectônico do Brasil. *Rev. Bras. Geogr.* 13 (2): 171-222.
- Friant, M. 1967. Sur les molaires des condylarthres et des litopternes sud-américains. *Memorie geopaleontologiche dell' Università di Ferrara.* 2 (1): 135-144.
- Gheerbrant, E., Sudre, J., Iarochene, M. y Mourni, A. 2001. First Ascertained African "Condylarth" Mammals (primitive ungulates: cf. *Bulbulodontata* and cf. *Phenacodonta*) from the earliest Ypresian of the Ouled Abdun Basin, Morocco. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21 (1):107-118.
- Gandolfo, M.A., Marenssi, S.A., y Santillana, S.N. 1998. Flora y paleoclima de la Formación La Meseta (Eoceno medio), isla Marambio (Seymour), Antártida. En: Casadio, S. (Ed.), Paleogeno de America del Sur y de la Península Antártica. *Asociacion Paleontologica Argentina, Publicacion Especial* 5: 155-162.
- Gaudry, A. 1904. Fossiles de Patagonie. Dentition de quelque mammifères. *Mém. Soc. Géol. France, Paléont.*, vol 12, memo n° 31, pp 1-43.
- Gaudry, A. 1906. Fossiles de Patagonie, étude sur une portion du monde antarctique. *Ann. Paléont.*, 1 (3): 101-143.
- Gauthier, J.A., Estes, R.D y Queiroz, K. 1988. A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha. En: Phylogenetic Relationship of the Lizard Families. Essays Commemorating Charles L. Camp, R.D. Estes y G. Pregill (Eds.). Palo Alto: Stanford University Press. pp. 15-98.
- Gayet, M., Rage J.C., Sempere, T., y Gagnier P. Y. 1992. Modalités des échanges de vertébrés continentaux entre l'Amérique du Nord et l'Amérique du Sud au Crétacé supérieur et au Paléocène. *Bulletin de la Société géologique de France.* 163 N°6 781-791.
- Gayet, M., Marshall, L., Sempere, T., Meunier, F., Cappetta, H. y Rage, J.2001. Middle masstrichtian vertebrates (fishes, amphibians, dinosaurs and other reptiles, mammals) from Pajcha pata (Bolivia). Biostratigraphic, paleoecologic and paleobiogeographic implications. *Palaeogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology* 169: 39-68.
- Gazin, C.L. 1965. A study of the early Tertiary condylarthran mammal *Meniscotherium*. *Smithsonian Miscellaneous Collection* 4: 105-209.
- Gelfo, J.N. 1999. New aspects of the paleocene genus *Escribania* (Mammalia: Condylarthra). *Ameghiniana Suplemento* 36 (4): 12R.

- Gelfo, J.N. 2002. Análisis preliminar de un nuevo Mioclaenidae Sudamericano (Mammalia, Ungulatomorpha) del Paleógeno de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana Suplemento* 39 (4): 11 R- 12R
- Gelfo, J.N. 2004a. A new South American mioclaenid (Mammalia Ungulatomorpha) from the Tertiary of Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 41 (3): 475-484.
- Gelfo, J.N. 2004b. The validity of genus *Paulogervaisia* (Mammalia Didolodontidae) from the Eocene of Patagonia, Argentina. *Ameghiniana Suplemento* 41 (4): 12R-13R
- Gelfo, J.N. y Pascual, R. 2001. *Peligrotherium tropicalis* (Mammalia, Dryolestida) from the early Paleocene of Patagonia, a survival from a Mesozoic Gondwanan radiation. *Geodiversitas* 23 (3), 369-379.
- Gelfo, J.N. y Picasso, M.B.J. 2003a. Revisión de la morfología de astrágalos eutéricos del Eoceno de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana Suplemento* 40 (4): 57 R
- Gelfo, J.N. y Picasso, M.B.J. 2003b. Los Ungulados de la edad Mamífero Peligrense. *XVII Jornadas Argentinas De Mastozoología. Libro de Resúmenes* p. 30.
- Gelfo, J. N., López, G. y Bond, M. 2004. Preliminary analysis of large Didolodontidae (Mammalia) from the Paleocene of Patagonia, Argentina. *Ameghiniana Suplemento* 41 (4): 13 R.
- Gelfo, J.N. y Tejedor, M. 2004. Implicancias sistemáticas de nuevos restos de *Asmithwoodwardia subtrigona* Ameghino (Mammalia: Liptopterna?) del Paleógeno de Patagonia. *Ameghiniana Suplemento* 41 (4): 48 R.
- Gheerbrant E., Sudre J., Cappetta H., Iarochène M. y Moumni A. 2001. First ascertained African "condylarth" mammals (primitive ungulates: cf. Bulbulodontata & cf. Phenacodonta) from the Earliest Ypresian of the Ouled Abdoun Basin, Morocco. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21:107-117.
- Gingerich, P.D. 1977. Correlation of tooth size and body size in a living hominoid primates, with a note on relative brain size in *Aegyptopithecus* and *Proconsul*. *American Journal of Physiology Anthropology* 47: 395-398
- Godinot, M. T., Smith, T., Smith, R. 1996. Mode de vie et affinités de *Paschatherium* (Condylarthra, Hyopsodontidae) d'après ses os du tarse. En : Godinot, M. y Gingerich, P. (Eds.) *Paléobiologie et évolution de mammifères Paléogènes: Volume jubilaire au Hommage à Donald Russell*. *Palaeovertebrata* 25 (2-4): 225-242.
- Goin, F.J, Carlini A.A., y Pascual, R. 1986. Un probable marsupial del Cretácico Tardío del Norte de Patagonia, Argentina. *Actas 2 del IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*. P: 43-47.
- Goin, F. J., Tejedor, y M.F., Abello, A. 2001. Conclusiones preliminares sobre la asociación de marsupiales paleógenos de Laguna Giordanella (Paso del Sapo, Chubut, Argentina; Eoceno medio?). *Ameghiniana Supl.* 38 (4):9R-10R
- Goin, F.J, Pascual, R., Tejedor, M., Gelfo, J., Woodburne, M., Case, J., Bond, M., Reguero, M., López, G.M., Cione, A. L., Balarino, L., Scasso, R., Medina, F., Ubaldón, M.C. 2005. El mamífero Cenozoico más antiguo registrado en América del Sur (Paleoceno temprano, Chubut, Argentina). *Resúmenes II Congreso Latino-Americano de Paleontología de Vertebrados, Río de Janeiro, Brasil*, pp. 125-126
- Goloboff, P. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics* 9: 83-91.
- Goloboff, P., 1996. Methods for faster parsimony analysis. *Cladistics* 12: 199-220.
- Goloboff P., Farris, J., Nixon, K. 1999. T.N.T: Tree Analysis Using New Technology- program available en <http://www.Cladistic.com> y www.zmuc.dk/public/phylogeny/tnt.
- Goloboff P.A. 2003. Parsimony, likelihood, and simplicity. *Cladistics* 19: 91-103.
- Gould S.J. 1989. A developmental constraint in *Cerion*, with comments on the definition and interpretation of constraint in evolution. *Evolution* 43: 516-539.

- Grambast, L., Martinez, M., Mattauer, M., Thaler, L., 1967. *Perutherium altiplanense* nov. gen., nov. sp., premier mammifère mésozoïque d'Amérique du Sud. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* (D) 264, 707–710.
- Gregory, W.K. 1910. The orders of mammals. *Bulletin of American Museum of Natural History* 27: 1-524.
- Henning, W. 1966. *Phylogenetics Systematics*. University of Illinois Press, Urbana, Illinois.
- Hershkovitz, P. 1971. Basic crown patterns and cusp homologies of mammalian teeth. En: Dahlberg, A. A. (ed.): *Dental Morphology and Evolution*. The University of Chicago Press, Chicago. Pp. 95-150
- Hoffstetter, R., 1970. Radiation initiale des Mammifères Placentaires et biogéographie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 270, 3027–3030
- Hoffstetter, R. 1981 Historia biogeográfica de los mamíferos sudamericanos: problemas y enseñanzas. *Acta Geológica Hispanica* 16: 71-88.
- Hoffstetter, R. y Soria, M.F. 1986. *Neodolodus colombianus* gen. et sp. nov., un nouveau Condylarthre (Mammalia) dans le Miocene de Colombie. *Comptes Rendus de la Académie de Sciences*, Paris, 303, serie II, 17:1619-1622.
- Horovitz, I. 2004. Eutherian mammal systematics and the origins of South American ungulates as based on postcranial osteology. En 'Fanfare for an uncommon paleontologist: Papers in honor of Malcolm McKenna' (Eds. M.R. Dawson y Lillegrave J.A.), *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History* 36:63-79.
- Huelsenbeck, J.P., 1994. Comparing the stratigraphic record to estimates of phylogeny. *Paleobiology*, 20, 470–483.
- Hunter, J.P. y Jernvall, J. 1995. The hypocone as a key innovation in mammalian evolution. *Proceedings of the National Academy of Science of United States*. 92: 10718-10722.
- Hussain, S.T., Sondar, P.Y., Shah, S.M., Thewissen, J.G., Cousin, E. F., Sopor, C.F. 1983. Fossil mammal bones of Pakistan, field atlas. Part I: The artiodactyls astragalus. *Memories of the Geological Survey of Pakistan*. 14:1-14.
- Iturralde-Vinent, M.A. y Macphee, R.D.E. 1999. Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. *Bulletin of American Museum of Natural History*. Number: 238.
- ICZN. 1999. International Code of Zoological Nomenclature. Fourth edition. Published by the International trust for Zoological nomenclature c/o The Natural History Museum, London, UK.306 pp.
- Jaramillo, C.A. 2002. Response of tropical vegetation to Paleogene warming. *Paleobiology* 28 (2): 222–243
- Jernvall J. 1995. Mammalian molar cusp patterns: Developmental mechanisms of diversity. *Acta Zoologica Fennica* 198: 1-61.
- Jernvall, J. 2000. Linking development with generation of novelty in mammalian teeth. *Proceedings National Academy Science. USA* 97: 2641–2645.
- Kay, R.F. 1975. The functional adaptations of primate molar teeth. *American Journal of Physiology. Anthropol.* 3: 195-216
- Kay, R.F., Ross R. y Williams J. 1997. Anthropoid origins. *Science* 275: 797.
-
- Kay, R.F., Madden, R., Vucetich, M.G., Carlini, A.A., Mazzoni, M.M., Re, G., Heizler, M., Sandeman, H. 1999. Revised geochronology of the Casamayoran South America Land Mammal Age: Climatic and biotic implications. *Proceedings of the National Academy of Science. USA* 96 (23): 13235-13240.

- Kearney, M. 2002. Fragmentary taxa, missing data, and ambiguity: mistaken assumptions and conclusions. *Systematic Biology* 51:369-381.
- Kearney, M. y Clarck, J.M. 2003. Problems due to missing data in Phylogenetic analysis including fossils: A critical view. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23(2):263-274.
- Kerourio, P., Sigé, B., 1984. L'apport des coquilles d'oeufs de dinosaures de Laguna Umayo à l'âge de la Formation Vilquechico et à la comprensión de Perutherium altiplanense. *Newsletters on Stratigraphy* 13, 133–142
- Kielan-Jaworowska, Z. 1981. Evolution of the therian mammals in the Late Cretaceous of Asia. Part IV. Skull structure in Kennalestes and Asioryctes. *Palaeontologia Polonica* 42: 25–78.
- Kielan-Jaworowska, Z., Bown, T.M., Lillegraven, J.A. 1979. Eutheria. En: Lillegraven, J.A.; Kielan-Jaworowska, Z., Clemens, W.A. (Eds.). *Mesozoic Mammals*. Berkeley: University of California, pp: 227-258.
- Kielan-Jaworowska, Z. y D. Dashzeveg. 1989. Eutherian mammals from the Early Cretaceous of Mongolia. *Zoologica Scripta* 18: 347–355.
- Kielan-Jaworowska, Z., Cifelli, R. L., Luo, Z. 2004. *Mammals from the Age of Dinosaurs. Origins, Evolution and Structure*. Columbia University Press.
- Kitching, I.J., Forey P. L., Humpries, C.J., y Williams, D.M. 1998. *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis*. Second edition. *The Systematics Association Publication* N° 11. Oxford University Press Inc., New York.
- Kluge, A.G. y Farris, J.S. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology* 38: 7-25.
- Kondrashov, P.E. y Lucas, S.G. 2005. South American Mammals in the paleocene of Asia or Asian paleocene Mammals in South America?. *II Congresso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados* Río de Janeiro, Brasil. Resúmenes p.144-145
- Kornet, D.J. y Turner H. 1999. Coding Polymorphism for Phylogeny Reconstruction. *Systematic Biology* 48(2):365-379.
- Krause, D., Prasad, G., Koenigswald, W., Von Sahni, A., y Grine, F. 1997. Cosmopolitanism among Late Cretaceous mammals. *Nature* 390, 504-507.
- Krause, D.W., Gottfried, M.D., O'Connor, P.M., y Roberts, E.M. 2003. A Cretaceous mammal from Tanzania. *Acta Palaeontologica Polonica* 48 (3): 321–330.
- Lavocat, R. 1961. Condylarthra. En Piveteau (ed.) *Traité de Paléontologie*, tome VI vol. 2. Paris.
- Leinz, V. 1938. Os calcáreos de São José de Niteroi, estado do Rio. *Mineração e Metalurgia* 3 (15): 153-155.
- Legarreta, L. y Uliana, M. 1994. Asociación de fósiles y hiatos en el Supracretácico-Neógeno de la Patagonia: una perspectiva estratigráfico-secuencial. *Ameghiniana*. **31**, (3) 257-281.
- Lillegraven, J.A. 1969. Latest Cretaceous mammals of upper part of Edmonton Formation of Alberta, Canada, and review of marsupial-placental dichotomy in mammalian evolution. *University of Kansas Paleontological Contributions* 50: 1-122.
- Loomis, F.B. 1914. The Desado formation of patagonia. Amherst, Massachusetts, Amherst College 232 pp.
- Loomis F. B. 1921. Origin of the South American faunas. *Bulletin of the Geological Society of America*. **32**: 187-196.

- López, G. M. 1997. Paleogene Faunal Assenblage from Antofagasta de La Sierra (Catamarca Province, Argentina). *Palaeovertebrata*, 26 (1-4): 61-81.
- López, G., Bond, M., Reguero, M., Gelfo, J.N., y Kramarz, A. Los ungulados del Eoceno-Oligoceno de la Gran Barranca, Chubut. Congreso Geológico Argentino, La Plata. Actas, pdf. 805.
- Lucas, S. 1993. Pantodonts, Tillodonts, Uintatheres Are not Ungulates. En: Szalay, F.S., Nocacek M.J., McKenna, M.C. (Eds.). *Mammal Phylogeny: Placentals*. Sringer-Verlag New York. p. 182-194
- Luo, Z. 1991. Variability of dental morphology and the relationships of the earliest arctocyonid species. *Journal of Vertebrate Paleontology* 11 (4) 452-471
- Macfadden, B.J., Campbell K.E., Cifelli, R.L., Siles, O., Jonson N.M., Nacer, C.W., y Zeitler, P.K. 1985. Magnetic polarity stratigraphy and mammalian faunaof the deseadan (Late Oligocene-Early Miocene) Salla Beds of Northern bolivia. *The Journal of Geology* 93 (3) 223-250.
- Madden, R.H., Bellosi, E., Carlini, A.A., Heizler, M., Vilas, J.F., Re, G.H., Kay, R.F. y Vucetich M.G. 2005. Geochronology of the Sarmiento Formation at Gran Barranca and elsewhere in Patagonia: calibrating middle Cenozoic Mamad Evolution in South America. Congreso Geológico Argentino, Actas pdf. 492
- Marshall, L. G. 1982. Calibration of age of Mammals in South America. En: Phylogénie el paléobiogéographie . Buffetaut, E., Janvier, P., Rage, J.C y Webb, S. (Eds.) *Geobios, Mémoire Special* 6: 457-437.
- Marshall, L.G. 1985. Geochronology and land-mammal biochronology of the transamerican faunal interchange. En: Stehli, F.G., Webb, S.D (Eds.). *The great american biotic interchange*. New York, Plenum, pp. 49-85.
- Marshall, L. G. Butler, R. Drake, R. y Curtis G. 1981. Calibration of the Beginning of the age of mammals in Patagonia. *Science* 212: 43-45.
- Marshall, L.G., de Muizon, C., Sigé, B. 1983. *Perutherium altiplanense*, un notoungulé du Cretacé supérieur du Perou. *Palaeovertebrata* 13:145-155.
- Marshall, L.G., Berta, A., Hoffstetter, R., Pascual, R., Reig, O.A., Bombin, M. y Mones, A. 1984. Geocronology of the Continental Mammal-Bearing Quaternary of South America. *Paleovertebrata*:1-76. Montpellier, Mém. Ext.,
- Marshall, L. G., Cifelli, R.L., Drake, R.E. y Curtis, G.H. 1986. Vertebrate paeontology, geology and geochronology of the Tapera de Lopez and Scarritt Pocket, Chubut Province, Argentina. *Journal of Paleontology* 60 (4): 920-951.
- Marshall, L.G. 1985. Geochronology and Land-Mammal biochronology of the transamerican faunal interchange. En: Stheli,S. y Webb, S. (Eds.) *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, New York, pp. 49-85.
- Marshall, L.G. y Sempere, T. 1991. The Eocene to Pleistocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic contetex: a review. En: Suarez- Soruco, R. (ed) *Fósiles y facies de Bolivia*, vol 1: Santa Cruz de la Sierra. *Revista Técnica de YPFB* 12: 631-652.
- Marshall L. G. y Muizon C. de 1988. The dawn of the age of mammals in South America. *National Geographic Research* 4: 23-55.
- Marshall, L.G, Muizon, C. de, y Sigogneau-Russell, D. 1995. Part I: The locality of Tiupampa : age, taphonomy and mammalian fauna. En: Muizon, C. de (ed.), *Pucadelphis andinus* (Marsupialia, Mammalia) from early Paleocene of Bolivia. *Mém. Mus. Nat.*, 165: 11-20.
- Marshall, G.L., Sempere, T. y Butler, R.F. 1997. Chronostratigraphy of the Mammal-Bearing Paleocene of South America. *Jopurnal of South American Earth Sciences*, 10 (1): 49-70.

- Martin, T. y Rauhut, O. W.M. 2005. Mandible And Dentition Of *Asfaltomylos patagonicus* (Australosphenida, Mammalia) and The Evolution Of Tribosphenic Teeth. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25(2):414–425, June
- Martinez, J.N. y Sudre, J. 1995. The astragalus of Paleogene artiodactyls: Comparative morphology, variability and prediction of body mass. *Letahia* 28:197-209
- Matthew, W. D. 1897. A revision of the Puerco fauna. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 9: 259-343.
- Matthew, W. D. 1906. The osteology of Sinopa, a creodont mammal of the middle Eocene. *Proc. U.S. Natl. Mus.* 30 (1449): 203-233.
- Matthew, W. D. 1909. The Carnivora and Insectivora of the Bridger basin, middle Eocene. Part 4. *Memoirs Bulletin of American Museum of Natural History* 9 (6): 203-233.
- Matthew, W. D. 1915. A revision of the loer Eocene Wasatch and Wind River faunas. Part II: Order Condylarthra, Family Hipsodontidae. *Bulletin of American Museum of Natural History* 34: 311-328.
- Matthew, W. D. 1937. Palocene faunas of the San Juan Basin, New Mexico. *Transactions of American Phytiosophical Society* 30:1-510.
- Maury, C. J. 1929. Novas collecções paleontológicas do Serviço Geológico do Brasil. *Bolletim Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil* 33: 1-23.
- Maury, C. J. 1935. New genera and new species of fossil terrestrial mollusca from Brasil. *American Museum Novitates* 764:1-15.
- Mayr, E. 1969. Principles of Systematics Zoology. Mc Graw-Hill, New York.
- McKenna, M.C. 1956. Survival of primitive notoungulates and condylarths into the Miocene of Colombia. *American Journal of Sciences* 254: 736-743.
- McKenna, M.C. 1981. Early history and biogeography of South America's extinct land mammals. En: Ciochon, R.L. y Chiarelli, A.B. (Eds.) *Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift*. Plenum Press, New York, pp. 43-77
- McKenna, M.C. 1975. Toward a phylogenetic classification of the Mammalia. En: Luckett, W.P y Szalay, F.S. (Eds.) *Phylogeny of the Primates*. Plenum Press, New York pp 21–46
- McKenna, M.C. y Bell, S.K. 1997. Classification of Mammals Above the Species Level. Columbia University Press., New York, 631 p.
- Mezzalira, S. 1946. *Australorbis itaboraiensis*, n. Sp. *Reviste do Instituto Geográfico Geológico de São Paulo* 4 (2): 158-160.
- Missiaen, P., Guo, D., Smith, T. 2005. On foot (bones): the late paleocene asian Arctostylopid mamad *Plaeostylops* and its liason with the South American Ungulates *II Congresso Latino-Americano de Paleontología de Vertebrados* Río de Janeiro, Brasil. Resúmenes p.172-173.
- Muizon, C. De .1991. La fauna de mamíferos de Tiupampa (Paleoceno Inferior, Formación Santa Lucía), Bolivia. En: Suarez-Soruco, R. (Ed.) *Fósiles y Fascies de Bolivia*, vol 1: Vertebrados. *Revista Técnica de YPFB* 12 (3-4): 575-624.
- Muizon, C. de .1998. *Mayulestes ferox* , a Borhyaenoid (Matatheria, Mammalia) from early Palaeocene of Bolivia. Phylogenetics and palaeobiologic implications. *Geodiversitas* 20: 19-142.
- Muizon, C. de y Cifelli, R.L. 2000. The "condylarths" (archaic Ungulata, Mammalia) from the early Palaeocene of Tiupampa (Bolivia): implications on the origin of the South American ungulates. *Geodiversitas*. 22 (1):47-150.

- Muizon, C. de, Cifelli, R. y Paglarelli Bergqvist, L. 1998. Eutherian tarsals from the early Paleocene of Bolivia. *Journal of Vertebral Paleontology* 18 (3): 655-663
- Muizon, C. De y Brito I. 1993. Le bassin calcaire de Sao José de Itaboraí (Rio de Janeiro, Brésil): ses relations fauniques avec le site de Tiupampa (Cochabamba, Bolivia). *Annales de Paléontologie* 79, (3) 233-268.
- Muizon, C. de, Marshall, L.G., y Sigé, B. 1984. The mammal fauna from El Molino Formation (Late Cretaceous- Maastrichtian) at Tiupampa, southcentral Bolivia. *Bulletin du Muséum National d' Histoire Naturell*, Paris 4 ser. C, 6 (4): 315-327.
- Muizon, C. de y Marshall, L.G. 1987a. Le plus ancien Condylarthres (Mammalia) sud-américain (Crétacé Supérieur Bolivie). *Comptes Rendus Hebdomadaires des Scéances de l'Academie des Sciences, Paris*, 304 : 771-774.
- Muizon, C. de y Marshall, L.G. 1987b . Deux nouveaux condylarthres (Mammalia) du Maastrichtien de Tiupampa (Bolivie). *Comptes Rendus Hebdomadaires des scéances de l'Academie des Sciences, Paris*, 304 : 947-950.
- Muizon, C. de y Marshall, L.G. 1991. Nouveaux Condylarthres du Paléocène inférieur de Tiupampa (Bolivie). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 13: 201-227.
- Muizon, C. de y Marshall, L.G. 1991 Nouveaux Condylarthres du Paléocène. Inferiur de Tiupampa (Bolivie) *Bulletin du Muséum National d' Histoire Naturell*, Paris. 4 e Sér. 13 (3-4): 201-227.
- Muizon, C. de y Marshall, L.G. 1992. *Alcidedorbignya inopinata* (Mammalia: Pantodonta) from the early Paleocene of Bolivia: phylogenetic and paleobiogeographic implications. *Journal of Palaeontology* 66: 509-530.
- Muizon, C. de, Cifelli, R. y Paglarelli Bergqvist, L. 1998. Eutherian tarsals from the early paleocene of Bolivia. *Journal of Vertebral Paleontology*, 18 (3): 655-663.
- Musser A.M. 2003. Review of the monotreme fossil record and comparison of palaeontological and molecular data. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 136: 927-942
- Nelson, J.S. y Platnick, N.I. 1981. Systematic and Biogeography. Cladistics and vicariance. Columbia University Press.
- Nesson L. A., Archibald J. D. y Kielan-Jaworowska Z. 1998. Ungulate-like mammals from the Late Cretaceous of Uzbekistan and a phylogenetic analysis of Ungulatomorpha. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History* 34: 40-88.
- Nixon, K.C. y Wheeler, Q.D. 1992. Extinction and the origin of species. p. 119-143. En: Extinction and Phylogeny (Novacek M.J. y Wheeler, Q.D. eds.). Columbia University Press, New York
- Novacek, M.J. 1980. Cranioskeletal features in tupaiids and selected eutherians as phylogenetics evidence; pp. 35-93 En: W.P. Luckett (ed.) Comparative Biology and Evolutionary Relationships of three srews. *Advances in Primatology*, vol 4, Plenum Press, New York.
- Novacek, M. J. 1986. The primitive eutherian dental formula. *Journal of Vertebrate Paleontology* 6: 191-196.
- Oliveira, E.P. 1933. Geologia Histórica do Brasil (columna geológica organizada de acordo com os estudos feitos até 31 de dezembro de 1932. Rio de Janeiro: Ministerio da Agricultura, 8 pp.
- Oliveira, A.I. 1956. Brazil. En: Jenks, W.F. (ed) Handbook of South American Geology. Cincinnati: Geological Society of American, p. 162 (memoir, 65)
- Odreman Rivas, O.E. 1969. Los Polymorphinae, un diferente tipo adaptativo de los Proterotheriidae (Mammalia, Liptopterna). *Ameghiniana* 6 (1): 57-64.

- Ortiz Jaureguizar, E., 1996. Paleobiogeografía y paleoecología de los mamíferos continentales de América del Sur durante el Cretácico tardío-Paleoceno: una revisión. *Estudios Geológicos*, 52 (1-2): 83-94.
- Ortiz Jaureguizar, E., Cladera G. y Gialombardo A. 1999. Relaciones de similitud entre las faunas del lapso Cretácico Superior-Paleoceno Superior en América del Sur. *Temas Geológicos Mineros ITGE* 26, 280-283.
- Osborn, H.F. 1888. The nomenclature of the mammalian molar cusps. *American Naturalist* 22 (262): 929-927.
- Osborn, H.F. 1889. The evolution of the ungulate foot. *Transactions of American Philosophical Society*, 16: 574.
- Osborn, H.F. 1907. Evolution of mammalian molar teeth to and from the triangular type. W.K Gregory (ed). Mc Millan, New York-London. 250 pp.
- Osborn, H. F. 1910. The age of mammals in Europe, Asia and North America. New York, The Mc Millan Co. 635 pp
- Pascual, R. 1965. Un nuevo Condylarthra (Mammalia) de Edad Casamayorensis de Paso de Indios (Chubut, Argentina). Breves consideraciones sobre la Edad Casamayorensis. *Ameghiniana*, 4(2):57-67.
- Pascual, R. 1995. Teoría y práctica de "los" conceptos de especie en Paleontología. *Mendeliana* 12 (1):1-9.
- Pascual, R. 1996. Late Cretaceous-Recent land-mammals. An approach to the South American geobiotic evolution. *Mastozoología Neotropical* 3(2):133-152.
- Pascual, R. 1998. The history of South American land mammals: the seminal Cretaceous-Paleocene transition. *Asociación Paleontológica Argentina Publicación Especial 5: "Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica"*: 9-18.
- Pascual, R., E.J. Ortega Hinojosa, D. Gondar y E. Tonni. 1965. Las edades del Cenozoico mamífero de la Argentina, con especial atención a aquellas del territorio bonaerense. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires*. VI:165-193.
- Pascual, R., E.J. Ortega Hinojosa, D. Gondar y E. P. Tonni. 1966. Las edades del Cenozoico mamífero de la provincia de Buenos Aires. En: Borrello, A.V (Ed.) y Pascual, R. Director. *Paleontografía Bonaerense*. Fascículo IV: Vertebrata, Cap. II: 3-12. CIC
- Pascual R. y E.J. Odreman Rivas, 1971. Evolución de las comunidades de Vertebrados del terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana* 372-412.
- Pascual, R. y Bond, M. 1981. Epidolopidae subfam. nov. de los Polydolopidae (Mammalia, Polydolopoidea) *Anales del II Congreso Latino-Americanos de Paleontología, Porto Alegre, Brasil* II:479-488
- Pascual R., Vucetich M.G., Scillato-Yané G.J., y Bond M. 1985. Main pathways of mammalian diversification in Southamerica. En: Stehli F.G. y Webb S.D. (Eds.) *The Great American Biotic Interchange*. Plenum press. p. 219-247
-
- Pascual, R., Goin, F.J., Krause, D.W., Ortiz Jaureguizar, E. y Carlini, A.A. 1999. The first gnathic remains of *Sudamerica*: implications for gondwanathere relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(2):373-382.
- Pascual, R. y E. Ortiz Jaureguizar. 1990. Evolving climates and Mammal Faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* 19, (1-2):23-60.
- Pascual, R. y Ortiz Jaureguizar. E. 1991. El Ciclo Faunístico Cochabambiano (Paleoceno temprano): su incidencia en la historia biogeográfica de los mamíferos neotropicales En: Suárez Soruco R. (Ed.) *Fósiles y Facies de Bolivia I: Vertebrados*. *Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos* 12: 559-574.

- Pascual, R. y E. Ortiz Jaureguizar. 1992. Evolutionary pattern of land mammal faunas during the Late Cretaceous and Paleocene in South America: a comparison with the North American pattern. En: "Fossil Mammals and Evolution" *Memorial Volume in Honor of Björn Kurtén*. (A. Forstén, M. Fortelius y L. Werdelin, eds.). *Ann. Zool. Fennici* 28 (3-4): 245-252.
- Pascual, R., Ortiz Jaureguizar, E., y Prado, J.L. 1996. Land-mammals: Paradigm for Cenozoic South American Geobiotic Evolution. En: *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology*. Arratia, G. (Ed). München Geowissenschaftliche Abhandlungen, 30(A): 265-319.
- Pascual, R., Goin, F.J., Krause, D.W., Ortiz Jaureguizar, E., y Carlini, A.A. 1999. The first gnathic remains of Sudamerica: implications for gondwanathere relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 12: 373-382.
- Pascual, R. y Gelfo, J. N. 2004. The K-T massive extinction and the first great turnover in South American Mammalian Communities. Where both phenomena related to the same causation?. *Zona Arqueológica. Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre, Paleontología*. 4 volumen II: 392-405. Alcalá de Henares, España.
- Patterson, B. 1934. Upper pre-molar-molar structure in the Notoungulata with notes on taxonomy. *Field Museum of Natural History, Geological Survey*, 6 (6): 91-111
- Patterson, B. 1936. The internal structure of the ear in some Notoungulates. *Field Museum of Natural History, Geological survey*. 6: 1-27.
- Patterson, B. 1952 (inédito). Catálogo de de los mamíferos del Deseadiano y Colhuehuapiano. Manuscrito no publicado sobre los archivos de sección Paleontología Vertebrados , Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, pp. 1-71.
- Patterson, C. y Rosen, D. E. 1977. Review of ichthyodectiform and other Mesozoic fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bulletin of American Museum of Natural History* 158:81-172.
- Paula Couto, C. 1952a. Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Condylarthra, Litopterna, Xenungulata and Astrapotheria. *Bulletin of American Museum of Natural History* 99:355-394.
- Paula Couto, C. 1952b. Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Notoungulata. *Bulletin of American Museum of Natural History* 1568, pp 1-16.
- Paula Couto, C. 1953. A Bacia calcárea de Itaboraí da costa sudeste do Brasil. *Notas Preliminares e Estudos, Divisão de Geologia e Mineralogia*, 75: 1-12.
- Paula Couto, C. 1978 . Ungulados fósseis do Riochiquense de Itaboraí. RJ. Brasil. II. Condylarthra e Litopterna. *An. Acad. Brasil. Cien.*, 50: 209-218.
- Pianka, E. 1994. Ecología evolutiva. Ed. Omega, Barcelona, 365 pp.
- Piatnitzky, A. 1931. Observaciones estratigráficas sobre las tobas con mamíferos del terciario inferior del vllle de Río Chico (Chubut). *Boletín de Información Petrolera Y.P.F.* 8 (85): 1-16.
- Pol, D., y Norell, M.A., 2001. Comments on the Manhattan Stratigraphic Measure. *Cladistics*, 17, 285-289.
- Pol, D., Norell, M.A. y Siddall, M.A. Measures of stratigraphic fit to phylogeny and their sensitivity to tree size, tree shape, and scale *Cladistics* 20 (2004) 64-75.
- Powel, J.E. y Palma, R.M. 1981. Primer hallazgo de mamíferos en la Formación Río Loro, provincia de Tucumán y su significado cronológico. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 36 (2) 208-212.
- Prothero, D.R., Manning, E.M. y Fisher, M. 1988. The phylogeny of the ungulates. In: The phylogeny and classification of the ungulates, vol. 2: mammals (M.J. Benton, ed.). Systematics Association Special volume 35 B Clarendon Press, Oxford. Pp. 201-234.

- Rauhut, O. W. M., Martin, T., Ortiz-Jaureguizar, E., y Puerta, P. 2002. A Jurassic mammal from South America. *Nature* 416:165–168
- Re, G.H., Madden R, Heizler, M., Vilas, J.F., y Rodríguez, M.E. 2005. Polaridad magnética de las sedimentitas de la Formación Sarmiento (Gran Barranca del Lago Colhue Huapi, Chubut, Argentina). Congreso Geológico Argentino, La Plata. Actas, pdf. 428
- Reguero M.A., Marenssi S.A. y Santillana S.N. 2002. Antarctic Peninsula and South America (Patagonia) Paleogene terrestrial faunas and environments: biogeographic relationships. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 179: 189-210.
- Reig, O.A. 1980. Propositiones para una solución al problema de la realidad de las especies biológicas. *Separata de la Revista Venezolana de Filosofía* N°11 p.:1-30. Caracas, Venezuela.
- Reig, O.A. 1981. Historia del origen y Desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. *Monographiae Naturae, Publicación del Museo Municipal de Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia"* 1: 1-161.
- Romer, A.S. 1967. Vertebrate Paleontology. Third edition. University of Chicago Press. Pp. 468
- Roth, S. 1899. Aviso preliminar sobre mamíferos mesozoicos encontrados en Patagonia. *Revista del Museo de La Plata* (9): 381-388.
-
- Roth, S. 1901. Notas sobre algunos nuevos mamíferos fósiles. *Revista del Museo de La Plata* (10): 251-256.
- Roth, S. 1903a. Noticias preliminares sobre nuevos mamíferos fósiles del cretáceo superior y terciario inferior de Patagonia. *Revista del Museo de La Plata* (11): 133-158.
-
- Roth, S. 1903b. Los ungulados sudamericanos. *Anales del Museo de La Plata* (5): 1-36.
-
- Roth, S. 1908. Beitrag zur Gliederung der Sedimentablagen in Patagonien und der Pampasregion. *Neues Jshrb. Min. Geol. Paleont. div. B*, (26): 92-150.
-
- Roth, S. 1927. La diferenciación del sistema dentario en los ungulados, notungulados y primates. *Revista del Museo de La Plata* (30): 172-255.
-
- Ruellan, F. 1944. Evolução geomorfológica de Baía de Guanabara e das regiões vizinhas. *Rev. Bras. Geogr.* 6 (4): 445-508.
-
- Ruggiero, A. y Kitzberger, T. 2004. Environmental correlates of mammal species richness in South America: effects of spatial structure, taxonomy and geographic range. *Ecography* 27: 401-416.
-
- Sansom, R. 2003. Constraining the adaptationism debate. *Biology and Philosophy* 18: 493–512.
-
- Salles L. O. 1996. Rooting ungulates within placental mammals: Late Cetaceous/Palaeocene fossil record and upper molar morphological trends. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris*, 4e sér., 18, Section C, 2-3: 417-450.
-
- Savage, D.E., 1962. Cenozoic geochronology of the fossil mammals of the western hemisphere: *Revista Museo Argentino Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Zoología* 8: 53–67.
- Schaeffer, B. 1947. Notes on the origin and function of the Artiodactyl tarsus. *American Museum Novitates* 1356:1-24
- Schlosser, M. 1923. 5. Klasse: Mammalia. Säugetiere. En: Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie) von Karl A. von Zittel, II. Abteilung-Vertebrata. Neuarbeitet von F. Broili und M. Schlosser. 4th Auflage. Munich and Berlin, Oldenbourg, pp. 402-689.

- Scott, W. B. 1910. Mammalia of the Santa Cruz beds. *Reprintes from the Princenton University Expedition to Patagonia* 7, *Paleontologie* 4: 1-158.
- Scott, W. B. 1913. A history of land mammals in the Western Hemisphere. New York, The Mc Millan Co., 693 pp.
- Scott, W. B. 1937. A history of land mammals in the Western Hemisphere. Revised edition, rewritten throughout. New York, The Mc Millan Co., 786 pp.
- Siddall, M.E., 1998. Stratigraphic fit to phylogenies: a proposed solution. *Cladistics*, 14, 201–208.
- Sigé, B., Sempere, T., Butler, R., Marshall, L.G. , y Crochet, J.Y. 2004. Age and stratigraphic reassessment of the fossil-bearing Laguna Umayo red mudstone unit, SE Peru, from regional stratigraphy, fossil record, and paleomagnetism. *Geobios* 37: 771–794
- Simmons N.B. y Geisler J.H. 2002. Sensitivity analysis of different methods of coding taxonomic polymorphism: an example from higher-level bat phylogeny. *Cladistics* 18: 571-584.
- Simpson, G.G. 1933a. Stratigraphic nomenclature of early Tertiary of Patagonia. *American Museum Novitates* 644 : 1-13.
- Simpson, G.G.1933b. Structure and affinities of Trigonostylops. *American Museum Novitates* no. 608, pp. 1-28.
- Simpson, G.G. 1934. Provisional clasification of extinct South American hoofed mammals. *American Museum Novitates* 775, pp.1-29.
- Simpson, G.G. 1935a. Occurrence and relationship of the Río Chico fauna of Patagonia. *American Museum Novitates* 818 : 1-21.
- Simpson, G.G. 1935b. Descriptions of the oldest know South American mammals from Río Chico formation. *American Museum Novitates* 793 :1-25
- Simpson, G.G. 1936a. A new fauna from the Fort Union of Montana. *American Museum Novitates* 873: 1-27.
- Simpson, G.G. 1936b. Notas sobre los mamíferos más antiguos de la colección Roth. *Inst. Mus. Univ. Nac. La Plata. Obra del Cincuentenario* 2: 63-94
- Simpson, G.G. 1937. The Fort Union of the Crazy Mountain Field, Montana and its mammalian faunas. *United States National Museum Bulletin* 169 :1-287.
- Simpson, G.G. 1940. Review of the mammal-bearing Tertiary of South America. *Proceeding of the American Philosophical Society* 83: 649-709
- Simpson, G.G. 1943. Criteria for genera, species, and subspecies in Zoology and Paleontology. *Ann. New York Acad. Sci.* 44:145-178.
- Simpson, G.G. 1945. The priciples of classification of mammals. *Bulletin of American Museum of Natural History* 85 : 1-350.
- Simpson, G.G. 1948. The beginning of the age of mammals in South America. Part 1. *Bulletin of American Museum of Natural History* 91: 1-232
- Simpson, G.G. 1960. Notes on the measurements and faunal resemblance. *American Journal of Sciences* 258 A: 300-311.
- Simpson, G.G. 1964. Los Mamíferos Casamayorenses de la Colección Tournouër. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales « Bernardino Rivadavia »*, *Paleontología* 1 (1) : 1-21.

- Simpson, G.G. 1967a. The beginning of the age of mammals in South America. Part 2. *Bulletin of American Museum of Natural History* 137: 1-259.
- Simpson, G.G. 1967b. The Ameghino's Lococlities for Early Cenozoic Mammals in Patagonia. *Bulletin Museum of Comparative Zoology* 136 (4): 63-76.
- Simpson, G. G. 1970. Mammals From the early cenozoic of Chubut, Argentina. *Breviora. Museum of Comparative Zoology* 360 :1-13
- Simpson, G. G. 1971. Clasificación terminología y nomenclatura provinciales para el Cenozoico mamalífero. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 26 (3) : 28-29.
- Simpson, G.G. 1978. Early mammals in South America : fact, controversy and mystery. *Proceeding of the American Philosophical Society* 122 : 318-328.
- Simpson, G.G., Minoprio, J.L, y Patterson, B. 1962. The mammalian fauna of Divisadero Largo Formation, mendoza, Argentina. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 127 : 239-293.
- Sisson, S. y Grossman, J.J. 1964. The Anatomy Of The Domestic Animals. Ed. W.B Saunders, Phyladelphia, 4^{ta} edición. 972 pp.
- Smith J.B. y Dodson P. 2003. A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentitions. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23(1):1-12
- Sloan, R.E., 1987. Paleocene and latest Cretaceous mammal ages, biozones, magnetozones, rates of sedimentation, and evolution. *Geological Society of America. Special Paper* 209, 165-200.
- Somoza, R., Cladera G. y Archangelsky, S. 1995. Una nueva Taoflora Paleocena de Chubut Patagonia. Su Edad y Ambiente de depositación. *VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Trelew. Actas. Pp. 265-269.
- Soria, M.F. 1980 a. Una nueva y problemática forma de ungulado Casamayorense. *II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología*, Actas (II): 193 – 203
- Soria, M.F. 1980b. Las afinidades de *Phoradiadus divortiensis* Simpson, Minoprio y patterson 1962. *Circular Información de la Asociación paleontológica Argentina* 4: 20. Buenos Aires.
- Soria, M.F. 1981. Los Litopterna del Colhuehuapense (Oligoceno tardío) de la Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Serie Paleontológica* 3 (91): 1-54.
- Soria, M.F. 1982a. Las especies del género *Enneoconus* Ameghino,1901 (Condylarthra; Didolodontidae). *Circular informativa de la Asociación Paleontológica Argentina*. p.7
- Soria, M.F. 1982b. Ubicación sistemática de *Polymorphis* Roth, 1889 y su significado filogenético. *Circular inf. de la APA*. p.7
- Soria, M.F. 1984. Eoastrapostylopidae: diagnosis e implicaciones en la sistemática y evolución de los Astrapotheria preoligocénicos. *Actas III Congreso Argentinao de Paleontología y Bioestratigrafía*.: 175-182. Corrientes, 1982.
- Soria, M.F. 1989a. Notopterna: un nuevo orden de mamíferos ungulados eógenos de América del Sur. Parte I. Los Amilnedwardsiidae. *Ameghiniana* 25 (3):245-258.
- Soria, M.F.1988b. Estudios sobre los Astrapotheria (Mammalia) del Paleoceno y el Eoceno. Parte II: Filogenia, origen y relaciones. *Ameghiniana* 25 (1): 47-59.

- Soria, M.F. 1989b. Notopterna: un nuevo orden de mamíferos ungulados eógenos de América del Sur. Parte II. *Notonychops powelli* gen. et sp. Nov (Notonychopidae nov.) de la formación Río Loro (Paleoceno medio) Provincia de Tucumán, Argentina. *Ameghiniana* 25 (3): 259-272.
- Soria, M.F. y Powell, J.E. 1982. Un primitivo Astrapotheria (Mammalia) y edad de la Formación Río Loro, Provincia de Tucumán, República Argentina. *Ameghiniana* 18 (2-4): 155-168.
- Soria, M.F. y Hoffstetter, R. 1983. Presence d' un Condylarthre (*Salladolodus deuterotheroides* gen et sp. nov.) dans le Déséadien (Oligocène inférieur) de Salla, Bolivie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 297: 549-552.
- Soria, M.F. 2001. Los Proterotheridae (Litopterna, Mammalia), sistemática, origen y filogenia. *Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales*:1: 1- 167.
- Spalletti, L.A. y Mazzoni, M.M. 1979. Estratigrafía de la Formación Sarmiento en un perfil ubicado en el sudeste del lago Colgué Huapí, provincia de Chubut. *Obra del Centenario del Museo de La Plata* 4: 261-283.
- Stevens, P.J. 1980. Evolutionary polarity of carácter states. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 11: 333-358.
- Stirton, R. A. 1947. The first lower Oligocene vertebrate fauna from northern South America. *Compilación Estudios Geológicos Oficiales de Colombia*, vol. 7, pp. 325-341.
- Swofford, D.L. 1989. PAUP*. Phylogenetic Anlysis Using Parsimony (*and other methods). Sinauer Associates, Sunderland, Massachussets.
- Swofford, D.L. 1995. PAUP*. Phylogenetic Anlysis Using Parsimony (*and other methods). Sinauer Associates, Sunderland, Massachussets.
- Szalay, F.S.1968. The beginnings of Primates. *Evolution* 22: 19-36.
- Szalay, F.S.1969a. Mixodectidae, Microsyopidae, and the insectivore-primate transition. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 140: 193-330.
- Szalay, F.S. 1969b. Origin and evolution of function of the mesonychid condylarth feeding mechanism. *Evolution* 23: 703-720.
- Szalay, F.S. y Gould, S.J. 1966. Asiatic Mesonychidae (Mammalia, Condylarhra). *Bulletin of American Museum of Natural History* 132:0131-173.
- Szalay, F.S. y Decker R.L. 1974. Origins, Evolution and Function of the Tarsus in Late Cretaceous Eutheria and Paleocene Primates. En: (Jenkins F.A. ed.) Primate Locomotion. Academic Press, New York. pp. 223-258.
- Szalay, F.S. y Drawhorn, G. 1980. Evolution and diversification of Archonta in an arboreal milieu.. En: Luckett, W.P. (ed.) Comparative biology and evolutionary relationships of tree shrews. Plenum, New York. pp. 133-169
- Taylor, M.E. 1976. The functional anatomy of the forelimb of some African Viverridae (Carnivora). *Journal of Morphology* 148: 227-254.
- Tedford, R.H. 1974. Marsupials ande the new paleogeography. En: Ross C.A. Ed) Paleogeographic provinces and provinciality. *Soc. Econ. Paleontol. Mineral., spec. public.* 21:109-126.
- Tassy, P. 1996. Who is who among Proboscidea? p. 39-54 En: The Proboscidea: Evolution and Paleoecology of elephants and their relatives (Shoshani J. y Tassy, P. eds.) Oxford University Press, New York.
- Thenius, E. (1989) Zähne und Gebiss der Säugetiere, Handbuch der Zoologie, Band 8 (Mammalia) (de Gruyter, Berlin).

- Thewissen, J.G.M. 1990. Evolution of Paleocene and Eocene Phenacodontidae (Mammalia, Condylarthra). *University of Michigan, papers on Paleontology* 29:1-106.
- Thewissen, J.G.M. y Donning, D.P. 1992. The role of phenacodontids in the origin of the modern orders of ungulates mammals. *Journal of Vertebral Paleontology* 12 (4): 494-594.
- Thewissen, J.G.M. y Maddar, S.I. 1999. Ankle morphology of the earliest Cataceans and its implications for the phylogenetic relations among Ungulates. *Systematic Biology* 48 (1): 21-30.
- Tonni, E. P y Quiroga, J.C. 1987. Esquema de estratigrafía mamíferiana para el Cenozoico de América del Sur. *Anais do X Congresso Brasileiro de Paleontologia, Rio de Janeiro*, I: 215-220. 1987.
- Tournouër, M. A. 1903. Note sur la géologie et la paléontologie de la Patagonie. *Bull. Soc. Géol. France*, ser. 4 (3): 463-473
- Tong, Y. Y Lucas, S.G. 1982. A review of Chinese ungulates and the origin of Dinocerata (Mammalia Eutheria). *Proceeding of Third North American Paleontology Conv.* 2: 551-556
- Vanderbroek, G. 1961. The Comparative Anatomy of the Teeth of Lower and non specialized Mammals. International Colloquium on the evolution of lower and non specialized Mammals. Koninklijke Vlaamse Academie voor Wetenschappen, letteren en Schone Kunsten van België, Brussels. I y II: 125-181.
- Van Valen, L. 1966. Deltatheridia, a new Order of Mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 132:1-126.
- Van Valen, L. 1978. The beginning of the Age of Mammals. *Evolutionary Theory* 4:45-80.
- Van Valen, L. 1988. Paleocene dinosaurs or Cretaceous ungulates in South America. *Evolutionary Monographs* 10, 1-79.
- Van Valen, L. 1994. Serial homology: the crest and cusps of mammalian teeth. *Acta Paleontologica Polonica* 38 (3-4): 145-158.
- Villarroel, C.A. 1987. Características y afinidades de *Etayoa* n. gen., tipo de una nueva familia de Xenungulata (Mammalia) del Paleoceno medio (?) de Colombia. *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*. 19 (1): 241-253
- Walsh, S.L. 1998. Fossil datum terms, paleobiological event terms, paleostratigraphy, chronostratigraphy, and the definition of land mammal base boundaries. *Journal of Vertebral Paleontology* 18: 150-179.
- Walsh, S.L. 2000. Eubiostratigraphic units, quasibiostratigraphic units, and biostratigraphic zones. *Journal of Vertebral Paleontology* 20:761- 775.
- West, R.W. 1971. Deciduous dentition of the early Tertiary Phenacodontidae (Condylarthra, Mammalia). *American Museum Novitates* 2461: 1-37.
- Wible, J.R., Rougier, G.W., y Novacek M.J. 2005. Anatomical evidence for superordinal/ordinal Eutherian taxa in the Cretaceous. pp. 15-36. En: Rose K. y Archibald D. (Eds.) *The rise of Placental Mammals. Origins and relationships of the major extant clades*. 259 pp.
- Wiens J.J. 2003. Incomplete taxa, incomplete characters, and phylogenetic accuracy : is there a missing data problem. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23(2):297-310.
- Wiley, E.O. 1981. *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley and Sons, New York.
- Wilson, G. y Arens, N. 2001. The evolutionary impact of an epi-iric seaway on Late Cretaceous and Paleocene palynofloras on South America. VIII International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Buenos Aires, 1999. *Asociación Paleontológica Argentina Publicación Especial* 7: 185-189.

- Williamson, T.E. y Lucas, S.G. 1992. *Meniscotherium* (Mammalia, Condylarthra) from the Paleocene- Eocene of Western North America. *Bulletin of New Mexico Museum of Natural History Sciences* 1 : 1-75.
- Wills, M.A., 1999. Congruence between stratigraphy and phylogeny: randomization tests and the gap excess ratio. *Systematic Biology* 48, 559–580.
- Winge, H. 1923-1934. Pattedyr-Salaegter. Copenhagen, H. Hagerups Forlag, vol 1 (1923), Monotremata, Marsupialia, Insectivora, Chiroptera, Edentata, 360pp. Vol.2 (1924) Rodentia, carnivora, primates, 321 pp, vol 3 (1924) Ungulata, Cetacea, 270 pp.
- Wyss, A.R. y Flynn J.J. 1993. A phylogenetic analysis and definition of the Carnívora. En: Szalay, F.S., Novacek, M.J. y McKenna, M. (Eds.) *Mammal Phylogeny: Placentals*. Springer-Verlag. New York. pp. 32-52.
- Wyss, A.R., Flynn J.J., Norel, M.A. y Swisher III C.C., Novacek, M.J., McKenna, M.C., Charrier, R. 1994. Paleogene mammals of the Andes of Central Chile. A Preliminary taxonomic, biostratigraphic and geographic assessment. *American Museum Novitates* 3098, p.1-31.
- Wood II, H.E., Chaney, R.W., Clark, J., Colbert, E.H., Jepsen, G.L., Reeside Jr., J.B., Stock, C. 1941. Nomenclature and correlation of the North American continental Tertiary. *Geol. Soc. Am. Bull.* 52, 1– 48.
- Woodburne, M.O. (Ed.), 1987. *Cenozoic mammals of North America: geochronology and biostratigraphy*. University of California Press, Berkeley, 336 pp.
- Woodburne, M.O., 2004. (Ed.), 2004. *Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America: Biostratigraphy and Geochronology*. Columbia University Press, New York, 391 pp.
- Wortman, J.L. 1894. Osteology of *Patriofelis*, a middle Eocene Creodont. *Bulletin of American Museum of Natural History* 7: 1-150
- Zittel, K. A. Von. 1891-1893. *Handbuch der Paleontologie*. I Abtheilung. Paleozoologie. Bd. IV. Vertebrata (Mammalia). Vol. 6.

10. ANEXO

10.a. Matriz de caracteres

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Protoungulatum</i>	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	3	4	4	0	1
<i>Ernestokokenia patagonica</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	3	4	?	1	0
<i>Ernestokokenia chaishoer</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?
<i>Ernestokokenia yirunhor</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	?	?	2	?	?
<i>Ernestokokenia nitida</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	1	2	2	1	0
<i>Didolodus multicusps</i>	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	2	2	3	3	1	0
<i>Didolodus minor</i>	1	1	2	1	1	0	1	2	1	1	2	2	3	3	?	0
<i>Didolodus nov. sp.</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	2	?	?	1	0
<i>Paulogervaisia inusta</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	1	0
<i>Escribania chubutensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	3	4	5	1	1
<i>Raulvaccia peligrensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	1
<i>Paulacoutoia protocenica</i>	?	?	0	1	1	0	0	1	1	1	2	1	2	0	[12]	0
<i>Lamegoia conodonta</i>	?	?	?	?	?	1	1	2	1	1	2	0	1	1	1	0
<i>Asmithwoodwardia scotti</i>	?	?	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	4	1	0
<i>Asmithwoodwardia subtrigona</i>	?	?	?	?	?	1	?	2	1	1	1	[01]	[12]	[12]	1	[01]
<i>Miguelsoria parayirhunor</i>	0	1	?	?	?	0	1	1	1	1	0	1	2	2	0	0
<i>Protolipterna ellipsodontoides</i>	?	?	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	2	2	0	1
<i>Salladolodus deuterotheroides</i>	?	?	?	?	?	1	1	2	1	1	?	?	?	?	?	?
<i>Xesmodon langi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	0	0	0	0
<i>Molinodus suarezi</i>	?	?	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	1	1	0	1
<i>Tiuclaenus minutus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	1	1	1	1
<i>Tiuclaenus robustus</i>	?	?	?	0	0	?	1	0	0	1	0	?	4	?	0	1
<i>Tiuclaenus cotasi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1
<i>Pucanodus gagnieri</i>	?	?	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1
<i>Andinodus boliviensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Simoclaenus sylvaticus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	3	4	4	0	1

	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
<i>Protoungulatum</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?
<i>Ernestokokenia patagonica</i>	?	0	1	0	?	0	?	1	1	?	1	?	0	1	0	0
<i>Ernestokokenia chaishoer</i>	?	0	2	0	?	1	?	1	0	?	1	?	0	1	1	1
<i>Ernestokokenia yirunhor</i>	1	?	0	?	0	?	1	1	?	0	?	1	0	1	1	1
<i>Ernestokokenia nitida</i>	1	0	2	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1
<i>Didolodus multicusps</i>	0	0	2	0	0	0	1	1	[01]	0	1	1	1	1	0	1
<i>Didolodus minor</i>	0	0	2	0	0	0	?	1	0	0	1	?	1	1	0	1
<i>Didolodus nov. sp.</i>	?	0	2	0	0	?	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1
<i>Paulogervaisia inusta</i>	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1
<i>Escribania chubutensis</i>	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1
<i>Raulvaccia peligrensis</i>	?	1	1	1	?	0	?	1	0	?	1	?	1	1	0	1
<i>Paulacoutoia protocenica</i>	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1
<i>Lamegoia conodonta</i>	1	0	2	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1
<i>Asmithwoodwardia scotti</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1
<i>Asmithwoodwardia subtrigona</i>	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	[01]	0	1	0	0
<i>Miguelsoria parayirhunor</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	[01]	1	1	1	1
<i>Protolipterna ellipsodontoides</i>	1	0	1	0	0	0	0	1	0	[01]	1	0	0	1	1	1
<i>Salladolodus deuterotheroides</i>	?	0	1	0	?	0	?	1	0	?	1	?	1	1	?	?
<i>Xesmodon langi</i>	0	?	1	0	0	0	1	1	?	0	1	1	1	1	1	1
<i>Molinodus suarezi</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Tiuclaenus minutus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1

<i>Tiuclaenus robustus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Tiuclaenus cotasi</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Pucanodus gagnieri</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Andinodus boliviensis</i>	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?
<i>Simoclaenus sylvaticus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1

	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47
<i>Protoungulatum</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	1	0	0	0
<i>Ernestokokenia patagonica</i>	1	2	2	?	1	1	0	0	2	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ernestokokenia chaishoer</i>	0	2	2	?	1	1	[01]	[01]	2	?	?	?	?	?	?	2
<i>Ernestokokenia yirunhor</i>	0	2	?	2	?	?	0	0	2	?	?	?	?	?	?	1
<i>Ernestokokenia nitida</i>	2	2	2	2	[12]	1	1	1	2	?	?	?	?	?	?	2
<i>Didolodus multicuspis</i>	0	[02]	2	2	1	1	1	2	2	1	1	1	0	1	1	2
<i>Didolodus minor</i>	0	[02]	2	?	1	1	1	2	2	?	1	1	0	1	1	2
<i>Didolodus nov. sp.</i>	0	0	2	?	2	?	1	2	2	?	?	?	?	?	?	?
<i>Paulogervaisia inusta</i>	0	0	?	?	?	1	1	1	2	?	1	1	0	0	1	1
<i>Escribania chubutensis</i>	1	0	1	1	1	3	0	0	2	?	?	?	?	?	?	1
<i>Raulvaccia peligrensensis</i>	1	0	1	?	1	1	0	0	2	?	?	?	?	?	?	?
<i>Paulacoutoia protocenica</i>	3	[02]	2	2	2	2	0	0	2	?	1	1	0	1	1	2
<i>Lamegoia conodonta</i>	3	2	2	2	1	3	0	0	2	?	1	1	0	0	1	1
<i>Asmithwoodwardia scotti</i>	0	0	2	2	1	1	0	0	2	1	1	0	0	1	2	1
<i>Asmithwoodwardia subtrigona</i>	2	0	2	2	1	1	0	0	2	?	0	0	1	0	2	1
<i>Miguelsoria parayirhunor</i>	3	2	2	2	1	1	0	0	2	1	1	1	0	1	1	1
<i>Protolipterna ellipsodontoides</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	2	1	1	0	0	1	1	1
<i>Salladolodus deuterotheroides</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	2	?	?	?	?	?	?	?
<i>Xesmodon langi</i>	1	0	2	2	2	1	0	0	2	?	?	?	?	?	?	?
<i>Molinodus suarezi</i>	1	1	1	1	0	[10]	0	0	1	?	1	1	1	0	0	0
<i>Tiuclaenus minutus</i>	3	2	2	2	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>Tiuclaenus robustus</i>	3	2	2	2	1	1	0	0	1	0	?	?	?	?	?	0
<i>Tiuclaenus cotasi</i>	3	2	2	2	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1
<i>Pucanodus gagnieri</i>	[30]	0	2	2	3	3	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1
<i>Andinodus boliviensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Simoclaenus sylvaticus</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	1	?	1	1	1	0	0	0

	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63
<i>Protoungulatum</i>	0	0	0	?	?	?	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2
<i>Ernestokokenia patagonica</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ernestokokenia chaishoer</i>	?	0	?	0	0	1	?	2	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>Ernestokokenia yirunhor</i>	1	0	0	0	0	1	1	?	1	1	0	?	0	?	0	1
<i>Ernestokokenia nitida</i>	1	0	0	0	0	1	2	2	1	1	0	0	0	0	0	2
<i>Didolodus multicuspis</i>	1	0	0	0	0	2	1	1	1	1	[01]	0	1	1	0	1
<i>Didolodus minor</i>	?	0	?	0	?	2	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1
<i>Didolodus nov. sp.</i>	?	0	?	0	?	2	?	?	1	1	0	?	?	?	0	1
<i>Paulogervaisia inusta</i>	1	0	0	0	0	?	2	2	1	1	0	0	0	0	0	?
<i>Escribania chubutensis</i>	1	0	0	0	0	2	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1
<i>Raulvaccia peligrensensis</i>	1	?	0	?	2	?	?	0	1	1	?	0	?	0	0	1
<i>Paulacoutoia protocenica</i>	1	0	0	0	0	2	1	0	1	1	0	0	0	0	0	2
<i>Lamegoia conodonta</i>	?	0	?	0	?	1	0	?	1	1	0	?	0	?	1	1
<i>Asmithwoodwardia scotti</i>	1	0	0	0	0	1	2	2	1	0	0	0	0	0	0	2
<i>Asmithwoodwardia subtrigona</i>	1	0	0	0	0	1	[12]	[12]	1	1	0	0	0	0	0	2
<i>Miguelsoria parayirhunor</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	2
<i>Protolipterna ellipsodontoides</i>	1	0	0	1	2	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>Salladolodus deuterotheroides</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

<i>Xesmodon langi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Molinodus suarezi</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Tiuclaenus minutus</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	2	2	0	0	0
<i>Tiuclaenus robustus</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	2	2	0	0	0
<i>Tiuclaenus cotasi</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	2	2	0	0	0
<i>Pucanodus gagnieri</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	[01]	1	2	2	0	1	1
<i>Andinodus boliviensis</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	2	2	0	1	1
<i>Simoclaenus sylvaticus</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	2

	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79
<i>Protoungulatum</i>	?	2	?	1	1	0	0	1	1	0	?	0	0	0	0	0
<i>Ernestokokenia patagonica</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ernestokokenia chaishoer</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ernestokokenia yirunhor</i>	?	2	0	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ernestokokenia nitida</i>	0	2	0	1	1	1	1	2	1	?	?	?	?	?	?	?
<i>Didolodus multicuspis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?
<i>Didolodus minor</i>	?	0	?	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Didolodus nov. sp.</i>	?	0	?	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Paulogervaisia inusta</i>	1	?	0	0	0	?	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>Escribania chubutensis</i>	0	0	0	[02]	1	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>Raulvaccia peligrensensis</i>	0	0	0	0	2	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?
<i>Paulacoutoia protocenica</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	?	1	1	1	0	0
<i>Lamegoia conodonta</i>	?	0	?	0	?	0	?	?	?	?	?	1	0	1	0	0
<i>Asmithwoodwardia scotti</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	?	?	?	?	?
<i>Asmithwoodwardia subtrigona</i>	1	[02]	0	1	1	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>Miguelsoria parayirhunor</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	2	1	2	1	1
<i>Protolipterna ellipsodontoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	[01]	1	1	2	1	2	1	1
<i>Salladolodus deuterotheroides</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Xesmodon langi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Molinodus suarezi</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	[01]	0	?	0	1	0	0	0
<i>Tiuclaenus minutus</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tiuclaenus robustus</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>Tiuclaenus cotasi</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pucanodus gagnieri</i>	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Andinodus boliviensis</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?
<i>Simoclaenus sylvaticus</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	?	0	1	0	0	0

	80	81	82	83	84	85	86	87	88
<i>Protoungulatum</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1
<i>Ernestokokenia patagonica</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ernestokokenia chaishoer</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ernestokokenia yirunhor</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ernestokokenia nitida</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Didolodus multicuspis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Didolodus minor</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Didolodus nov. sp.</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Paulogervaisia inusta</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Escribania chubutensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Raulvaccia peligrensensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?

<i>Paulacoutoia protocenica</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Lamegoia conodonta</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Asmithwoodwardia scotti</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Asmithwoodwardia subtrigona</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Miguelsoria parayirhunor</i>	0	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>Protolipterna ellipsodontoides</i>	0	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>Salladolodus deuterotheroides</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Xesmodon langi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Molinodus suarezi</i>	0	0	1	0	?	0	0	0	0
<i>Tiucclaenus minutus</i>	0	0	1	0	?	0	0	0	0
<i>Tiucclaenus robustus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Tiucclaenus cotasi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pucanodus gagnieri</i>	0	0	1	0	?	0	0	0	0
<i>Andinodus boliviensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Simoclaenus sylvaticus</i>	1	0	1	0	?	0	0	0	0

10.b. Listado de sinapomorfías

Se nombran los taxones terminales, debajo el carácter abreviado, su número en la matriz entre paréntesis y la transformación de los estados en cada caso. Corrida según los datos exportados directamente desde el TNT.

10.b.I. Sinapomorfías del árbol de consenso estricto (L:241) obtenido sin pesos implicados de doce árboles igualmente parsimoniosos (L: 234)

Protoungulatum donnae:
sin autapomorfías

Ernestokokenia patagonica:
cíngulo_lingual_M1_M2 (24): 0 --> 1
desarrollo_crista_postmetaconular_r_postcíngulo (33): 0 --> 2

Ernestokokenia chaishoer:
sin autapomorfías

Ernestokokenia yirunhor:
Cúspide_sobre_el_precíngulo (18): 2 --> 0
cúspide_sobre_el_postcinguilo_M3 (22): 0 --> 1
Tamaño_de_los_conulos_M (28): 1 --> 0

Ernestokokenia nitida:
desarrollo_crista_preparaconular_r_precíngulo (32): 0 --> 2
tamaño_entoconido_m1_m2 (63): 1 --> 2
entocristida_m1_m2 (67): 0 --> 1
entocristida_m3 (68): 0 --> 1
desarrollo_hipoconido_m1_m2 (69): 0 --> 1
desarrollo_hipoconido_m3 (70): 0 --> 1
postentocristida_m3 (71): 0 --> 2
postmetacristida_m3 (72): 0 --> 1

Didolodus multicuspis:
sin autapomorfías

Didolodus minor:
metacono_en_el_P4 (7): 1 --> 2

Didolodus sp. nov. :
sin autapomorfías

Paulogervaisia inusta:
M3_vrs_M2 (10): 2 --> 1
posicion_del_paracono_y_metacono_en_el_M3 (16): 1 --> 0
desarrollo_crista_postmetaconular_r_postcíngulo (33): 2 --> 0
centrocristida (38): 0 --> 1
mesostilo (39): 0 --> 1
tamnio_entoconido_m3 (64): 0 --> 1

Escribania chubutensis:

direccion_de_la_postmetacristida_M1_M2 (37): 1 --> 3
postmetacristida_m3 (72): 1 --> 0

Raulvaccia peligrensis:

cingulido_labial_m3 (52): 0 --> 2
entocristida_m3 (68): 1 --> 2

Paulacoutoia protocenica:

paraconulo_en_el_P4 (6): 1 --> 0
desarrollo_crista_preparaconular_r_precingulo (32): 0 --> 3
direccion_de_la_postmetacristida_M1_M2 (37): 1 --> 2
desarrollo_hipoconido_m1_m2 (69): 0 --> 1
desarrollo_hipoconido_m3 (70): 0 --> 1
sinfisis_mandibular (73): 1 --> 0

Lamegoia conodonta:

cingulo_labial_en_el_M1 (11): 1 --> 0
cingulo_labial_M2 (12): 2 --> 1
cingulo_labial_en_el_M3 (13): 2 --> 1
cingulo_lingual_M3 (25): 0 --> 1
desarrollo_crista_preparaconular_r_precingulo (32): 0 --> 3
direccion_de_la_postmetacristida_M1_M2 (37): 1 --> 3
paraconido_m1_m2 (54): 1, or 2 --> 0
orientacion_cristida_oblicua_m (62): 0 --> 1

Asmithwoodwardia scotti:

Cúspide_sobre_el_precingulo (18): 1 --> 0
trayecto_postcingulo_al_margen_lingual_M3 (20): 0 --> 1
posicion_del_metaconido (57): 1 --> 0

Asmithwoodwardia subtrigona:

metaconulo_en_el_P4 (5): 0 --> 1
M3_vrs_M2 (10): 0 --> 1
desarrollo_crista_preparaconular_r_precingulo (32): 1 --> 2
cingulido_anterior_del_p4 (42): 1 --> 0
tamnio_entoconido_m3 (64): 0 --> 1
entocristida_m1_m2 (67): 0 --> 1
postmetacristida_m3 (72): 1 --> 0

Miguelsoria parayirunhor:

Cúspide_sobre_el_precingulo (18): 1 --> 0
desarrollo_crista_preparaconular_r_precingulo (32): 0 --> 3
desarrollo_crista_postmetaconular_r_postcingulo (33): 0 --> 2

Protolipterna ellipsodontoides:

paraconulo_en_el_P4 (6): 1 --> 0
M3_vrs_M2 (10): 0 --> 1
posicion_del_paracono_y_metacono_en_el_M2 (15): 0 --> 1
parastilo_M1_M2 (34): 2 --> 1
parastilo_M3 (35): 2 --> 1
cingulido_labial_m1_m2 (51): 0 --> 1
cingulido_labial_m3 (52): 0 --> 2
tamaño_canino_inferior (74): 0 --> 1

Salladolodus deuterotheroides:
sin autapomorfías

Xesmodon langi :
M3_vrs_M2 (10): 2 --> 1
tamaño_del_paracono_y_metacono_en_el_M2 (14): 1 --> 0
desarrollo_crista_preparaconular_r_precíngulo (32): 0 --> 1

Molinodus suarezi:
direccion_de_la_preparacristida_M1_M2 (36): 1 --> 0

Tiucclaenus minutus :
tamaño_del_paracono_y_metacono_en_el_M2 (14): 0 --> 1

Tiucclaenus robustus:
paraconulo_en_el_P4 (6): 0 --> 1
cíngulo_labial_M2 (12): 1 --> 4

Tiucclaenus cotasi:
medida_relativa_m1_m2 (47): 0 --> 1

Pucanodus gagnieri:
desarrollo_crista_postmetaconular_r_postcíngulo (33): 2 --> 0
direccion_de_la_preparacristida_M1_M2 (36): 1 --> 3
direccion_de_la_postmetacristida_M1_M2 (37): 1 --> 3
medida_relativa_m1_m2 (47): 0 --> 1
talonido_del_m3 (48): 1 --> 0
tamaño_entoconido_m1_m2 (63): 0 --> 1
tamnio_entoconido_m3 (64): 0 --> 1

Andinodus boliviensis:
tamaño_entoconido_m1_m2 (63): 0 --> 1

Simoclaenus sylvaticus:
cíngulo_lingual_M3 (25): 0 --> 1
tamnio_entoconido_m3 (64): 0 --> 1
extension_de_la_faceta_maleolar_media_ast (80): 0 --> 1

Node 27 :
posicion_del_paracono_y_metacono_en_el_M2 (15): 1 --> 0
parastilo_M1_M2 (34): 1 --> 2
parastilo_M3 (35): 1 --> 2
paraconido_m1_m2 (54): 0 --> 1, or 2
paraconido_m3 (55): 0 --> 1, or 2

Node 28 :
tamaño_del_paracono_y_metacono_en_el_M2 (14): 0 --> 1
Cúspide_sobre_el_precíngulo (18): 0 --> 1
extremidad_lingual_del_postcíngulo (23): 0 --> 1
Hipocono_M1_M2 (26): 0 --> 1
Posicion_transversa_de_los_conulos (29): 0 --> 1
desarrollo_crista_postmetaconular_r_postcíngulo (33): 1 --> 0
medida_relativa_m1_m2 (47): 0 --> 1

Node 29 :

No synapomorphies

Node 30 :

cúspide_sobre_el_postcingulo_M1_M2 (21): 0 --> 1
Tamaño_de_los_conulos_M (28): 1 --> 0
medida_relativa_m1_m2 (47): 1 --> 2

Node 31 :

Cúspide_sobre_el_precingulo (18): 1 --> 2

Node 32 :

metacono_en_el_P4 (5): 0 --> 1
metacono_en_el_P4 (7): 1 --> 2

Node 33 :

M3_vrs_M2 (10): 0 --> 2
Hipocono_M3 (27): 0 --> 1
postentocristida_m3 (71): 1 --> 0
postmetacristida_m3 (72): 1 --> 0
extension_de_la_faceta_maleolar_media_ast (80): 0 --> 1
surco_lateroposterior_foramen_astr (84): 1 --> 0

Node 34 :

desarrollo_del_talonido_p4 (46): 2 --> 1

Node 35 :

desarrollo_crista_preparaconular_r_precingulo (32): 1 --> 0
ubicacion_del_metaconido_del_p4 (44): 1 --> 0
tamaño_del_paraconido_del_p4 (45): 0 --> 1
entocristida_m3 (68): 1 --> 0

Node 36 :

direccion_de_la_preparacristida_M1_M2 (36): 2 --> 1

Node 37 :

Cúspide_sobre_el_precingulo (18): 1 --> 2
crista_premtraconular (30): 1 --> 0
centrocristida (38): 0 --> 1
mesostilo (39): 0 --> 2

Node 38 :

posicion_del_paracono_y_metacono_en_el_M3 (16): 1 --> 0
cúspide_sobre_el_postcingulo_M3 (22): 0 --> 1

Node 39 :

cingulo_labial_en_el_M3 (13): 2 --> 0
direccion_de_la_preparacristida_M1_M2 (36): 1 --> 2
medida_relativa_m1_m2 (47): 1 --> 2
postcingulido_m1_m2 (53): 1 --> 2

Node 40 :

Trayecto_precingulo_margen_lingual_M (17): 0 --> 1
trayecto_postcingulo_al_margen_lingual_M1_M2 (19): 0 --> 1
Tamaño_de_los_conulos_M (28): 0 --> 1
tamaño_entoconido_m1_m2 (63): 2 --> 1

Node 41 :

tamaño_del_paracono_y_metacono_en_el_M2 (14): 1 --> 0
foramen_astragalar (78): 0 --> 1
morfologia_astragalar (79): 0 --> 1
extension_faceta_navicular_ast (81): 0 --> 1
expansion_medial_cabeza_ast (82): 1 --> 0
tuberosidad_calcanea (85): 0 --> 1
region_anterior_cuello_calcaneo (86): 0 --> 1
faceta_sustentacular_calcaneo (87): 0 --> 1

Node 42 :

cíngulo_labial_M2 (12): 4 --> 1
cíngulo_labial_en_el_M3 (13): 4 --> 1
tamaño_entoconido_m1_m2 (63): 2 --> 0
relacion_entoconido_m1_m2 (65): 0 --> 1

Node 43 :

margen_posterior_metaconido_m3 (59): 0 --> 1
entocristida_m3 (68): 1 --> 0
desarrollo_hipoconido_m1_m2 (69): 0 --> 1
desarrollo_hipoconido_m3 (70): 0 --> 1
postentocristida_m3 (71): 1 --> 0

Node 44 :

postcingulido_m1_m2 (53): 1 --> 0
relacion_entoconido_m3 (66): 0 --> 1

Node 45 :

precingulido_m1_m2 (49): 0 --> 1
precingulido_m3 (50): 0 --> 1
cristida_oblicua_m1_m2 (60): 0 --> 2
cristida_oblicua_m3 (61): 0 --> 2

9.b.II. Sinapomorfías de uno de los árboles más parsimonioso (L: 237) obtenidos a través del uso de pesos implicados

Protoungulatum donnae:

sin autapomorfías

Ernestokokenia patagonica:

cíngulo_labial_en_el_M1 (11): 1 --> 3
cíngulo_labial_M2 (12): 2 --> 4

Ernestokokenia chaishoer:

sin autapomorfías

Ernestokokenia yirunhor:

Cúspide_sobre_el_precíngulo (18): 2 --> 0

Ernestokokenia nitida:

desarrollo_crista_preparaconular_r_precíngulo (32): 0 --> 2
tamaño_entoconido_m1_m2 (63): 1 --> 2
entocristida_m1_m2 (67): 0 --> 1
entocristida_m3 (68): 0 --> 1
desarrollo_hipoconido_m1_m2 (69): 0 --> 1
desarrollo_hipoconiodo_m3 (70): 0 --> 1
postentocristida_m3 (71): 0 --> 2
postmetacristida_m3 (72): 0 --> 1

Didolodus multicuspis:
sin autapomorfías

Didolodus minor:
metacono_en_el_P4 (7): 1 --> 2

Didolodus sp. nov. :
sin autapomorfías

Paulogervaisia inusta:
sin autapomorfías

Escribania chubutensis:
cíngulo_labial_en_el_M1 (11): 1 --> 3
direccion_de_la_postmetacristida_M1_M2 (37): 1 --> 3

Raulvaccia peligrensis:
crista_premtraconular (30): 1 --> 0
cingulido_labial_m3 (52): 0 --> 2
postmetacristida_m3 (72): 0 --> 1

Paulacoutoia protocenica:
paraconulo_en_el_P4 (6): 1 --> 0
desarrollo_crista_preparaconular_r_precíngulo (32): 0, or 1 --> 3
direccion_de_la_postmetacristida_M1_M2 (37): 1 --> 2
desarrollo_hipoconido_m1_m2 (69): 0 --> 1
desarrollo_hipoconiodo_m3 (70): 0 --> 1
sinfisis_mandibular (73): 1 --> 0

Lamegoia conodonta:
cíngulo_labial_en_el_M1 (11): 1 --> 0
cíngulo_labial_M2 (12): 2 --> 1
cíngulo_labial_en_el_M3 (13): 2 --> 1
cíngulo_lingual_M3 (25): 0 --> 1
Tamaño_de_los_conulos_M (28): 0 --> 1
direccion_de_la_postmetacristida_M1_M2 (37): 1 --> 3
paraconido_m1_m2 (54): 1 --> 0

Asmithwoodwardia scotti:
trayecto_postcíngulo_al_margen_lingual_M3 (20): 0 --> 1

Asmithwoodwardia subtrigona:
sin autapomorfías

Miguelsoria parayirunhor:
Tamaño_de_los_conulos_M (28): 0 --> 1

desarrollo_crista_postmetaconular_r_postcígulo (33): 0 --> 2

Protolipterna ellipsodontoides:

paraconulo_en_el_P4 (6): 1 --> 0

M3_vrs_M2 (10): 0 --> 1

posicion_del_paracono_y_metacono_en_el_M2 (15): 0 --> 1

parastilo_M1_M2 (34): 2 --> 1

parastilo_M3 (35): 2 --> 1

cingulido_labial_m3 (52): 0 --> 2

Salladolodus deuterotheroides:

Cúspide_sobre_el_precígulo (18): 2 --> 1

Xesmodon langi :

M3_vrs_M2 (10): 2 --> 1

tamaño_del_paracono_y_metacono_en_el_M2 (14): 1 --> 0

Molinodus suarezi:

direccion_de_la_preparacristida_M1_M2 (36): 1 --> 0

Tiucclaenus minutus :

tamaño_del_paracono_y_metacono_en_el_M2 (14): 0 --> 1

Tiucclaenus robustus:

paraconulo_en_el_P4 (6): 0 --> 1

cígulo_labial_M2 (12): 1 --> 4

Tiucclaenus cotasi:

sin autapomorfías

Pucanodus gagnieri:

desarrollo_crista_postmetaconular_r_postcígulo (33): 2 --> 0

direccion_de_la_preparacristida_M1_M2 (36): 1 --> 3

direccion_de_la_postmetacristida_M1_M2 (37): 1 --> 3

talonido_del_m3 (48): 1 --> 0

tamaño_entoconido_m1_m2 (63): 0 --> 1

tamaño_entoconido_m3 (64): 0 --> 1

Andinodus boliviensis:

tamaño_entoconido_m1_m2 (63): 0 --> 1

Simoclaenus sylvaticus:

cígulo_lingual_M3 (25): 0 --> 1

tamaño_entoconido_m3 (64): 0 --> 1

extension_de_la_faceta_maleolar_media_ast (80): 0 --> 1

Node 27 :

crista_premtraconular (30): 1 --> 0

crista_postparaconular (31): 1 --> 0

Node 28 :

metaconulo_en_el_P4 (5): 0 --> 1

metacono_en_el_P4 (7): 1 --> 2

tamaño_del_paraconido_del_p4 (45): 1 --> 0

Node 29 :

M3_vrs_M2 (10): 0 --> 2
Hipocono_M3 (27): 0 --> 1
postmetacristida_m3 (72): 1 --> 0
extension_de_la_faceta_maleolar_media_ast (80): 0 --> 1
surco_lateroposterior_foramen_astr (84): 1 --> 0

Node 30 :

cíngulo_labial_en_el_M3 (13): 4 --> 2
posicion_del_metaconido (57): 0 --> 1

Node 31 :

paraconulo_en_el_P4 (6): 0 --> 1
metacono_en_el_P4 (7): 0 --> 1
contorno_en_el_P4 (8): 0 --> 1
posicion_del_paracono_y_metacono_en_el_M2 (15): 1 --> 0
extremidad_lingual_del_postcíngulo (23): 0 --> 1
Hipocono_M1_M2 (26): 0 --> 1
Posicion_transversa_de_los_conulos (29): 0 --> 1
desarrollo_crista_postmetaconular_r_postcíngulo (33): 1 --> 0
caracteristicas_del_p3 (41): 0 --> 1
ubicacion_del_metaconido_del_p4 (44): 1 --> 0
tamaño_del_paraconido_del_p4 (45): 0 --> 1
medida_relativa_m1_m2 (47): 0 --> 1
sinfisis_mandibular (73): 0 --> 1

Node 32 :

No synapomorphies

Node 33 :

cúspide_sobre_el_postcíngulo_M1_M2 (21): 0 --> 1
medida_relativa_m1_m2 (47): 1 --> 2

Node 34 :

centrocristida (38): 0 --> 1
mesostilo (39): 0 --> 1
paraconido_m1_m2 (54): 1 --> 2

Node 35 :

relacion_entoconido_m1_m2 (65): 0 --> 2

Node 36 :

Cúspide_sobre_el_precíngulo (18): 1 --> 2

Node 37 :

direccion_de_la_preparacristida_M1_M2 (36): 2 --> 1

Node 38 :

Cúspide_sobre_el_precíngulo (18): 1 --> 2
crista_premtraconular (30): 1 --> 0
centrocristida (38): 0 --> 1
mesostilo (39): 0 --> 2

Node 39 :

cúspide_sobre_el_postcinguilo_M3 (22): 0 --> 1

Node 40 :

direccion_de_la_preparacristida_M1_M2 (36): 1 --> 2
medida_relativa_m1_m2 (47): 1 --> 2
postentocristida_m3 (71): 1 --> 0

Node 41 :

Tamaño_de_los_conulos_M (28): 0 --> 1
postcingulido_m1_m2 (53): 1 --> 2

Node 42 :

Tamaño_de_los_conulos_M (28): 0 --> 1

Node 43 :

posicion_del_paracono_y_metacono_en_el_M2 (15): 0 --> 1
Trayecto_precíngulo_margen_lingual_M (17): 0 --> 1
trayecto_postcíngulo_al_margen_lingual_M1_M2 (19): 0 --> 1
parastilo_M1_M2 (34): 2 --> 1

Node 44 :

paraconido_m3 (55): 0, or 2 --> 1
foramen_astragalar (78): 0 --> 1
morfologia_astragalar (79): 0 --> 1
extension_faceta_navicular_ast (81): 0 --> 1
expansion_medial_cabeza_ast (82): 1 --> 0
tuberosidad_calcaea (85): 0 --> 1
region_anterior_cuello_calcaeo (86): 0 --> 1
faceta_sustentacular_calcaeo (87): 0 --> 1

Node 45 :

cíngulo_labial_en_el_M3 (13): 4 --> 1
tamaño_entoconido_m1_m2 (63): 2 --> 0
relacion_entoconido_m1_m2 (65): 0 --> 1

Node 46 :

margen_posterior_del_metaconido_m1_m2 (58): 0 --> 1
margen_posterior_metaconido_m3 (59): 0 --> 1
desarrollo_hipoconido_m1_m2 (69): 0 --> 1
desarrollo_hipoconido_m3 (70): 0 --> 1
postentocristida_m3 (71): 1 --> 0

Node 47 :

postcingulido_m1_m2 (53): 1 --> 0
relacion_entoconido_m3 (66): 0 --> 1

Node 48 :

precingulido_m1_m2 (49): 0 --> 1
precingulido_m3 (50): 0 --> 1
cristida_oblicua_m1_m2 (60): 0 --> 2
cristida_oblicua_m3 (61): 0 --> 2

Node 49 :

medida_relativa_m1_m2 (47): 0 --> 1

10.b.III. Sinapomorfías del árbol de consenso estricto (L:246) de seis árboles más parsimoniosos (L: 237) obtenidos a través del uso de pesos implicados

Protoungulatum donnae:
sin autapomorfías

Ernestokokenia patagonica:
cíngulo_labial_en_el_M1 (11): 1 --> 3
cíngulo_labial_M2 (12): 2 --> 4
crista_premtraconular (30): 1 --> 0
crista_postparaconular (31): 1 --> 0
desarrollo_crista_preparaconular_r_precíngulo (32): 0 --> 1

Ernestokokenia chaishoer:
sin autapomorfías

Ernestokokenia yirunhor:
Cúspide_sobre_el_precíngulo (18): 1 --> 0
cúspide_sobre_el_postcinguilo_M3 (22): 0 --> 1

Ernestokokenia nitida:
desarrollo_crista_preparaconular_r_precíngulo (32): 0 --> 2
tamaño_entoconido_m1_m2 (63): 1 --> 2
entocristida_m1_m2 (67): 0 --> 1
entocristida_m3 (68): 0 --> 1
desarrollo_hipoconido_m1_m2 (69): 0 --> 1
desarrollo_hipoconido_m3 (70): 0 --> 1
postmetacristida_m3 (72): 0 --> 1

Didolodus multicuspis:
sin autapomorfías

Didolodus minor:
metacono_en_el_P4 (7): 1 --> 2

Didolodus sp. nov. :
sin autapomorfías

Paulogervaisia inusta:
M3_vrs_M2 (10): 2 --> 1
posicion_del_paracono_y_metacono_en_el_M3 (16): 1 --> 0
Cúspide_sobre_el_precíngulo (18): 1 --> 2
Tamaño_de_los_conulos_M (28): 0 --> 1
desarrollo_crista_postmetaconular_r_postcíngulo (33): 2 --> 0
centrocristida (38): 0 --> 1
mesostilo (39): 0 --> 1

Escribania chubutensis:
cíngulo_labial_en_el_M1 (11): 1 --> 3
direccion_de_la_postmetacristida_M1_M2 (37): 1 --> 3

Raulvaccia peligrensis:

crista_premtraconular (30): 1 --> 0
cingulido_labial_m3 (52): 0 --> 2
postmetacristida_m3 (72): 0 --> 1

Paulacoutoia protocenica:

paraconulo_en_el_P4 (6): 1 --> 0
desarrollo_crista_preparaconular_r_precingulo (32): 0, or 1 --> 3
direccion_de_la_postmetacristida_M1_M2 (37): 1 --> 2
tamaño_entoconido_m1_m2 (63): 1 --> 2
desarrollo_hipoconido_m1_m2 (69): 0 --> 1
desarrollo_hipoconido_m3 (70): 0 --> 1
sinfisis_mandibular (73): 1 --> 0

Lamegoia conodonta:

cíngulo_labial_en_el_M1 (11): 1 --> 0
cíngulo_labial_M2 (12): 2 --> 1
cíngulo_labial_en_el_M3 (13): 2 --> 1
Cúspide_sobre_el_precingulo (18): 1 --> 2
cíngulo_lingual_M3 (25): 0 --> 1
Tamaño_de_los_conulos_M (28): 0 --> 1
desarrollo_crista_preparaconular_r_precingulo (32): 0 --> 3
direccion_de_la_postmetacristida_M1_M2 (37): 1 --> 3
paraconido_m1_m2 (54): 1, or 2 --> 0

Asmithwoodwardia scotti:

trayecto_postcingulo_al_margen_lingual_M3 (20): 0 --> 1

Asmithwoodwardia subtrigona:

M3_vrs_M2 (10): 2 --> 1
crista_premtraconular (30): 1 --> 0
crista_postparaconular (31): 1 --> 0
desarrollo_crista_preparaconular_r_precingulo (32): 0 --> 2
desarrollo_crista_postmetaconular_r_postcingulo (33): 2 --> 0
cingulido_anterior_del_p4 (42): 1 --> 0
tamaño_del_metaconido_del_p4 (43): 1 --> 0
ubicacion_del_metaconido_del_p4 (44): 0 --> 1
desarrollo_del_talonido_p4 (46): 1 --> 2
tamaño_entoconido_m1_m2 (63): 1 --> 2
entocristida_m1_m2 (67): 0 --> 1
entocristida_m3 (68): 0 --> 1

Miguelsoria parayirunhor:

Tamaño_de_los_conulos_M (28): 0 --> 1
desarrollo_crista_preparaconular_r_precingulo (32): 0 --> 3
desarrollo_crista_postmetaconular_r_postcingulo (33): 0 --> 2

Protolipterna ellipsodontoides:

paraconulo_en_el_P4 (6): 1 --> 0
M3_vrs_M2 (10): 0 --> 1
posicion_del_paracono_y_metacono_en_el_M2 (15): 0 --> 1
parastilo_M1_M2 (34): 2 --> 1
parastilo_M3 (35): 2 --> 1
cingulido_labial_m3 (52): 0 --> 2

Salladolodus deuterotheroides:

Tamaño_de_los_conulos_M (28): 0 --> 1

Xesmodon langi :

M3_vrs_M2 (10): 2 --> 1

tamaño_del_paracono_y_metacono_en_el_M2 (14): 1 --> 0

Molinodus suarezi:

direccion_de_la_preparacristida_M1_M2 (36): 1 --> 0

Tiucclaenus minutus :

tamaño_del_paracono_y_metacono_en_el_M2 (14): 0 --> 1

Tiucclaenus robustus:

paraconulo_en_el_P4 (6): 0 --> 1

cíngulo_labial_M2 (12): 1 --> 4

Tiucclaenus cotasi:

sin autapomorfías

Pucanodus gagnieri:

desarrollo_crista_postmetaconular_r_postcíngulo (33): 2 --> 0

direccion_de_la_preparacristida_M1_M2 (36): 1 --> 3

direccion_de_la_postmetacristida_M1_M2 (37): 1 --> 3

talonido_del_m3 (48): 1 --> 0

tamaño_entoconido_m1_m2 (63): 0 --> 1

tamnio_entoconido_m3 (64): 0 --> 1

Andinodus boliviensis:

tamaño_entoconido_m1_m2 (63): 0 --> 1

Simoclaenus sylvaticus:

cíngulo_lingual_M3 (25): 0 --> 1

tamnio_entoconido_m3 (64): 0 --> 1

extension_de_la_faceta_maleolar_media_ast (80): 0 --> 1

Node 27 :

metaconulo_en_el_P4 (5): 0 --> 1

metacono_en_el_P4 (7): 1 --> 2

desarrollo_crista_postmetaconular_r_postcíngulo (33): 0 --> 2

tamaño_del_paraconido_del_p4 (45): 1 --> 0

Node 28 :

M3_vrs_M2 (10): 0 --> 2

Hipocono_M3 (27): 0 --> 1

postmetacristida_m3 (72): 1 --> 0

extension_de_la_faceta_maleolar_media_ast (80): 0 --> 1

surco_lateroposterior_foramen_astr (84): 1 --> 0

Node 29 :

cíngulo_labial_en_el_M3 (13): 4 --> 2

posicion_del_metaconido (57): 0 --> 1

Node 30 :

paraconulo_en_el_P4 (6): 0 --> 1

metacono_en_el_P4 (7): 0 --> 1

contorno_en_el_P4 (8): 0 --> 1
 posicion_del_paracono_y_metacono_en_el_M2 (15): 1 --> 0
 extremidad_lingual_del_postcingulo (23): 0 --> 1
 Hipocono_M1_M2 (26): 0 --> 1
 Posicion_transversa_de_los_conulos (29): 0 --> 1
 desarrollo_crista_preparaconular_r_precingulo (32): 1 --> 0
 desarrollo_crista_postmetaconular_r_postcingulo (33): 1 --> 0
 características_del_p3 (41): 0 --> 1
 ubicacion_del_metaconido_del_p4 (44): 1 --> 0
 tamaño_del_paraconido_del_p4 (45): 0 --> 1
 medida_relativa_m1_m2 (47): 0 --> 1
 sinfisis_mandibular (73): 0 --> 1

Node 31 :
 No synapomorphies

Node 32 :
 Cúspide_sobre_el_precingulo (18): 1 --> 2
 cúspide_sobre_el_postcingulo_M1_M2 (21): 0 --> 1
 medida_relativa_m1_m2 (47): 1 --> 2

Node 33 :
 direccion_de_la_preparacristida_M1_M2 (36): 2 --> 1

Node 34 :
 Cúspide_sobre_el_precingulo (18): 1 --> 2
 crista_premtraconular (30): 1 --> 0
 centrocrisida (38): 0 --> 1
 mesostilo (39): 0 --> 2

Node 35 :
 cúspide_sobre_el_postcingulo_M3 (22): 0 --> 1

Node 36 :
 direccion_de_la_preparacristida_M1_M2 (36): 1 --> 2
 medida_relativa_m1_m2 (47): 1 --> 2

Node 37 :
 Tamaño_de_los_conulos_M (28): 0 --> 1
 postcingulido_m1_m2 (53): 1 --> 2

Node 38 :
 posicion_del_paracono_y_metacono_en_el_M2 (15): 0 --> 1
 Trayecto_precingulo_margen_lingual_M (17): 0 --> 1
 trayecto_postcingulo_al_margen_lingual_M1_M2 (19): 0 --> 1
 parastilo_M1_M2 (34): 2 --> 1

Node 39 :
 paraconido_m3 (55): 0, or 2 --> 1
 foramen_astragalar (78): 0 --> 1
 morfología_astragalar (79): 0 --> 1
 extension_faceta_navicular_ast (81): 0 --> 1
 expansion_medial_cabeza_ast (82): 1 --> 0
 tuberosidad_calcanea (85): 0 --> 1
 region_anterior_cuello_calcaneo (86): 0 --> 1

faceta_sustentacular_calcanéo (87): 0 --> 1

Node 40 :

cíngulo_labial_en_el_M3 (13): 4 --> 1
tamaño_entoconido_m1_m2 (63): 2 --> 0
relacion_entoconido_m1_m2 (65): 0 --> 1

Node 41 :

margen_posterior_del_metaconido_m1_m2 (58): 0 --> 1
margen_posterior_metaconido_m3 (59): 0 --> 1
desarrollo_hipoconido_m1_m2 (69): 0 --> 1
desarrollo_hipoconido_m3 (70): 0 --> 1
postentocristida_m3 (71): 1 --> 0

Node 42 :

postcingulido_m1_m2 (53): 1 --> 0
relacion_entoconido_m3 (66): 0 --> 1

Node 43 :

precingulido_m1_m2 (49): 0 --> 1
precingulido_m3 (50): 0 --> 1
cristida_oblicua_m1_m2 (60): 0 --> 2
cristida_oblicua_m3 (61): 0 --> 2

Node 44 :

medida_relativa_m1_m2 (47): 0 --> 1

TABLAS DE MEDIDAS

Medidas de la dentición superior de *Didolodus multicuspis*. A: ancho, L: largo, ln: logaritmo natural

<i>Didolodus multicuspis</i>																					
	P1			P2			P3			P4			M1			M2			M3		
	A	L	ln A x L	A	L	ln A x L	A	L	ln A x L	A	L	ln A x L	A	L	ln A x L	A	L	ln A x L	A	L	ln A x L
MACN 10738	6,8	6	3,70868	7,2	7,6	4,00223															
MACN 10690				7,4	7,4	4,00296	9,5	7,5	4,26619	10	7	4,2485	11,1	8,1	4,49881	12	8,4	4,61314	10,7	8,3	4,4865
MACN 10730													9,9	8,1	4,3844						
MACN 10729																11,5	8,6	4,59411			
MACN 16377																13,23	11	4,97125			
AMNH 28738																			10,3	8,5	4,47221
AMNH 28899													10,4	7,8	4,39593	11,3	7,9	4,49167			
AMNH 28735																			10,3	8,5	4,47221
MLP 66-V-5-92 (3)							9,3	7,1	4,19379												
MLP 66-V-5-92 (1)										9,28	6,53	4,1042									
MLP 66-V-5-92 (2)										9,18	6,63	4,1086									
MLP 83-III-1-177												6,53									
MLP 59-II-24-341										9,59	6,63	4,1521									
MLP 61-VII-10-11										9,08	6,53	4,082									
MLP 66-V-5-91																			10,9	8	4,46397
MLP 61-VIII-3-208																			10,7	8,9	4,5543
MMP 234																			10,7	8	4,4528
n	1	1	1	2	2	2	2	2	2	5	6	5	3	3	3	4	4	4	6	6	6
media	6,8	6	3,70868	7,3	7,5	4,00259	9,4	7,3	4,22999	9,43	6,64	4,1391	10,5	8	4,42638	12,01	9	4,66754	10,6	8,4	4,48367
desvío	0	0	0	0,1	0,1	0,00037	0,1	0,2	0,0362	0,33	0,17	0,0592	0,49	0,1	0,05143	0,75	1,2	0,18133	0,23	0,3	0,03317
valor maximo	6,8	6	3,70868	7,4	7,6	4,00296	9,5	7,5	4,26619	10	7	4,2485	11,1	8,1	4,49881	13,23	11	4,97125	10,9	8,9	4,5543
valor mínimo	6,8	6	3,70868	7,2	7,4	4,00223	9,3	7,1	4,19379	9,08	6,53	4,082	9,9	7,8	4,3844	11,3	7,9	4,49167	10,3	8	4,4528

Medidas de la dentición inferior de *Didolodus multicuspis*. A: ancho, L: largo, In: logaritmo natural

Didolodus multicuspis																							
	p2			p3				p4				m1				m2				m3			
	A	L	ln (A x L)	A	L	ln (A x L)	A	L	ln (A x L)	A	L	ln (A x L)	A	L	ln (A x L)	A	L	ln (A x L)	A	L	ln (A x L)		
				trig.	tal.		trig.	tal.		trig.	tal.		trig.	tal.		trig.	tal.		trig.	tal.			
MACN 10689	5,41	8,06	3,774175	5,75	5,4	7,96	3,82312622	6,66	5,75	7,42	3,900299	7,72	8,63	9,39	4,39489	7,42	8,48	9,09	4,3448854	7,3	6,8	10,75	4,358662
MACN 10736 (a)				6,3	6,3	7,6	3,86869788																
MACN 10736 (b)																				7,5	7,2	10,7	4,3851468
MACN 10736 c																				7,5	7,2	10,7	4,3851468
MACN 10736 d								6,62	5,5	7,4	3,891575												
MACN 10736 e								6,6	5,52	7,4	3,88855												
MACN 10725																6,9	7,2	8,96	4,1668513				
MACN 10728																				7,6	7,3	10,02	4,3327313
MLP 61-VIII-3-454	4,08	6,73	3,312969																				
MLP 59-II-24-594	4,48	7,04	3,450947																				
MLP 59-II-24-289								6,32	6,22	7,75	3,891412												
MLP 59-II-24-543								6,42	5,91	7,04	3,810742												
MLP 59-II-24-290								6,52	5,81	8,06	3,96154												
MLP 66-V-4-3												7,54	7,65	9,18	4,251733								
MLP 59-II-24-511												6,32	7,65	9,18	4,251733								
MLP 59-II-24-521												9,28	8,67	10,2	4,550249								
MLP 59-II-28-167												7,45	7,75	9,18	4,26472								
MLP 52-X4-1																6,22	6,63	9,48	4,1407891	6,2	5,8	11,32	4,254341
MLP 59-II-24-452																				6,4	5,8	9,894	4,1522808
MLP 59-II-24-97																				7,3	6,7	11,53	4,438489
MLP 59-II-28-14												7,3	7,3	9,2	4,207078	7,7	7,7	9,7	4,3133462	7,4	6,5	10,8	4,3810261
MHN TC N°4		6,5		6,2	6,2	7,7	3,86576962	6,4	5,91	7,6	3,884446												
AMNH 28475								6,02	5,51	7,04	3,746079					7,75	8,05	8,87	4,2687977	7	6,2	10,1	4,2636614
AMNH 109618												6,12	6,426	8,67	4,020221								
AMNH 109618																6,83	7,75	8,57	4,1959852				
CNHM P13499																7,7	8,6	9,9	4,444297	7,3	6,8	10,9	4,3766371
n	3	4	3	3	3	3	3	8	8	8	8	7	7	7	7	7	7	7	7	10	10	10	10
media	4,66	7,08	3,512697	6,08	6	7,75	3,85253124	6,44	5,77	7,46	3,87183	7,39	7,725	9,29	4,277232	7,22	7,77	9,22	4,2678503	7,2	6,6	10,67	4,3328122
desvío	0,56	0,59	0,193283	0,24	0,4	0,15	0,02082683	0,2	0,24	0,32	0,060843	0,96	0,716	0,43	0,15157	0,54	0,64	0,45	0,1004622	0,4	0,5	0,508	0,0806784
valor maximo	5,41	8,06	3,774175	6,3	6,3	7,96	3,86869788	6,66	6,22	8,06	3,96154	9,28	8,67	10,2	4,550249	7,75	8,6	9,9	4,444297	7,6	7,3	11,53	4,438489
valor mínimo	4,08	6,5	3,312969	5,75	5,4	7,6	3,82312622	6,02	5,5	7,04	3,746079	6,12	6,426	8,67	4,020221	6,22	6,63	8,57	4,1407891	6,2	5,8	9,894	4,1522808

Medidas de la dentición superior e inferior de *Didolodus minor* A: ancho, L: largo, ln: logaritmo natural

Didolodus minor																							
	p2			p3				p4				m1				m2				m3			
	A	L	ln (A x L)	A		L	ln (A x L)	A		L	ln (A x L)	A		L	ln (A x L)	A		L	ln (A x L)	A		L	ln (A x L)
				trig.	tal.			trig.	tal.			trig.	tal.			trig.	tal.			trig.	tal.		
MMP 138				4,72	4,7	6,68	3,45092679	5,08	4,32	6,68	3,524429	6,4	6,46	8,18	3,967321								
MMP 138 b												6,06	5,92	7,48	3,813943								
MLP 59-II-24-433												6,018	6,34	6,83	3,71608								
AMNH 28472																6,6	6,6	7,7	3,92829				
AMNH 28470																				6,7	6,6	8,9	4,0881588
MHN CT N°5	4,5	6,2	3,328627	5,02	5	6,5	3,48523211																
CNP.PV.CB .93-212																				6,5	5,6	9,078	4,0819545
n	1	1	1	2	2	2	2	1	1	1	1	3	3	3	3	1	1	1	1	2	2	2	2
media	4,5	6,2	3,328627	4,87	4,9	6,59	3,46807945	5,08	4,32	6,68	3,524429	6,159	6,24	7,5	3,832448	6,6	6,6	7,7	3,92829	6,6	6,1	8,989	4,0850567
desvío	0	0	0	0,15	0,2	0,09	0,01715266	0	0	0	0	0,171	0,232	0,55	0,1034	0	0	0	0	0,1	0,5	0,089	0,0031021
valor maximo	4,5	6,2	3,328627	5,02	5	6,68	3,48523211	5,08	4,32	6,68	3,524429	6,4	6,46	8,18	3,967321	6,6	6,6	7,7	3,92829	6,7	6,6	9,078	4,0881588
valor mínimo	4,5	6,2	3,328627	4,72	4,7	6,5	3,45092679	5,08	4,32	6,68	3,524429	6,018	5,92	6,83	3,71608	6,6	6,6	7,7	3,92829	6,5	5,6	8,9	4,0819545

Didolodus minor												
	P2			P3			P4			M1		
	A	L	In A x L	A	L	In A x L	A	L	In A x L	A	L	In A x L
MMP 696	6,08	6,84	3,72779	7,62	7,04	3,98238	7,98	6,7	3,98203			
AMNH 28471				7,8	5,7	3,79459						
AMNH 28473										9,4	7,2	4,21479
MLP 52-IX-27-43										9,4	7,3	4,23289
CV 22										9	7,3	4,18045
n	1	1	1	2	2	2	1	1	1	3	3	3
media	6,08	6,84	3,72779	7,71	6,37	3,88849	7,98	6,7	3,98203	9,3	7,3	4,20938
desvío	0	0	0	0,09	0,67	0,0939	0	0	0	0,2	0,1	0,02175
valor maximo	6,08	6,84	3,72779	7,8	7,04	3,98238	7,98	6,7	3,98203	9,4	7,3	4,23289
valor mínimo	6,08	6,84	3,72779	7,62	5,7	3,79459	7,98	6,7	3,98203	9	7,2	4,18045

Medidas de la dentición superior de las especies de *Ernestokokenia*. A: ancho, L: largo, ln: logaritmo natural

<i>Ernestokokenia nitida</i>						
	M2			M3		
	A	L	ln A x L	A	L	ln A x L
MACN 10728				9,38	6,62	4,12868
MNHN CAS 683 o N	8,9	6,4	4,04235			
MNHN CAS 683	8,88	6,18	4,00512			
MLP 59-II-24-11	8,8	6,78	4,08873			
MLP 59-II-24-541	8,64	6,44	4,01893			
n	4	4	4	1	1	1
media	8,81	6,45	4,03878	9,38	6,62	4,12868
desvío	0,1	0,214709	0,03176	0	0	0
valor máximo	8,9	6,78	4,08873	9,38	6,62	4,12868
valor mínimo	8,64	6,18	4,00512	9,38	6,62	4,12868

<i>Ernestokokenia patagonica</i>						
	M1			M2		
	A	L	ln A x L	A	L	ln A x L
MACN 10888	8,18	5,9	3,87664			
MACN 10887				9,42	6,6	4,1299
n	1	1	1	1	1	1
media	8,18	5,9	3,87664	9,42	6,6	4,1299
desvío	0	0	0	0	0	0
valor máximo	8,18	5,9	3,87664	9,42	6,6	4,1299
valor mínimo	8,18	5,9	3,87664	9,42	6,6	4,1299

<i>Ernestokokenia chaishoer</i>						
	M1			M2		
	A	L	ln A x L	A	L	ln A x L
MACN 11398	9,61	7,66	4,29882			
PVL 213				8,12	7,2	4,06841
MLP 90-II-5-1100				8,82	6,8	4,09394
n	1	1	1	2	2	2
media	9,61	7,66	4,29882	8,47	7	4,08118
desvío	0	0	0	0,35	0,2	0,01277
valor máximo	9,61	7,66	4,29882	8,82	7,2	4,09394
valor mínimo	9,61	7,66	4,29882	8,12	6,8	4,06841

<i>Ernestokokenia yirunhor</i>						
	M2			M3		
	A	L	ln A x L	A	L	ln A x L
AMNH 27896				6,7	5,4	3,58851
MLP 90-II-V-1102				5,82	3,34	2,96727
MLP 90-II-V-1101	5,84	4,5	3,2688			
n	1	1	1	2	2	2
media	5,84	4,5	3,2688	6,26	4,37	3,27789
desvío	0	0	0	0,44	1,03	0,31062
valor máximo	5,84	4,5	3,2688	6,7	5,4	3,58851
valor mínimo	5,84	4,5	3,2688	5,82	3,34	2,96727

Medidas de la dentición inferior de *Ernestokokenia nitida* A: ancho, L: largo, ln: logaritmo natural

Ernestokokenia nitida												
	m1				m2				m3			
	Ancho		L	ln (A x L)	Ancho		L	ln (A x L)	Ancho		L	ln (A x L)
	trig.	tal.			trig.	tal.			trig.	tal.		
MACN 10722	5,1	5,3	6,8	3,5846294								
MACN 10735					5,52	5,88	6,98	3,714606		5,28		
AMNH 28447									5,6	5,2	8,1	3,8146307
MNHN CAS 681	4,8	5,34	6,2	3,4997749	5,68	6,06	7,02	3,750473	5,74	5,18	9,12	3,957929
MHN CT N°7									5,1	4,92	7,94	3,7011538
MHN CT N°7					5,9	6,5	6,9	3,803324				
MHN CT N°8	5	5,3	6,1	3,4759956								
MLP 61-VIII-3-207									5,58	4,92	8,84	3,8984757
MLP 66-V-5-95									5,2	4,82	8,3	3,7649141
n	3	3	3	3	3	3	3	3	5	6	5	5
media	4,97	5,31	6,3667	3,5201333	5,7	6,1467	6,966667	3,756134	5,444	5,053	8,46	3,8274207
desvío	0,12	0,02	0,3091	0,0466274	0,16	0,2604	0,049889	0,036439	0,248	0,173	0,4485	0,0917553
valor maximo	5,1	5,34	6,8	3,5846294	5,9	6,5	7,02	3,803324	5,74	5,28	9,12	3,957929
valor mínimo	4,8	5,3	6,1	3,4759956	5,52	5,88	6,9	3,714606	5,1	4,82	7,94	3,7011538

Medidas de la dentición inferior de *Ernestokokenia.yirunhor* A: ancho, L: largo, ln: logaritmo natural

<i>Ernestokokenia yirunhor</i>								
	m2				m3			
	Ancho		L	ln (A x L)	Ancho		L	ln (A x L)
	trig.	tal.			trig.	tal.		
MACN 18728	4,38	4,62	5,98	3,3188153	4,46	3,84	6,54	3,3730859
MACN 11394					4,58	4,26	6,5	3,3935012
MLP 90-II-5-23					4,54	3,98	6,34	3,3598058
MLP 90-II-5-1103	5,52	4,7	5,5	3,2523106				
MLP 40-VI-20-4					4,2	3,5	6,4	3,2913825
n	1	1	1	1	2	2	2	2
media	4,38	4,62	5,98	3,3188153	4,52	4,05	6,52	3,3832936
desvío	0,57	0,04	0,24	0,0332523	0,148	0,274	0,0792	0,0383356
valor maximo	4,38	4,62	5,98	3,3188153	4,58	4,26	6,54	3,3935012
valor mínimo	4,38	4,62	5,98	3,3188153	4,46	3,84	6,5	3,3730859

Medidas de la dentición inferior de *Asmithwoodwardia subtrigona* A: ancho, L: largo, ln: logaritmo natural

Asmithwoodwardia subtrigona																
	p4				m1				m2				m3			
	Ancho		L	ln (A max. x L)	Ancho		L	ln (A max. x L)	Ancho		L	ln (A max. x L)	Ancho		L	ln (A max. x L)
	trig.	tal.			trig.	tal.			trig.	tal.			trig.	tal.		
LIEB-PV 1614	2,379	2,56	3,904	2,302789872	2,68	2,81	3,782	2,362012952	3,11		3,9	2,496945886				
LIEB-PV 1615									3,29	3,23	3,97	2,569608487				
LIEB-PV 1616	2,38	2,56	3,904	2,302789872												
LIEB-PV 1617					2,989	2,928	3,782	2,404572566								
LIEB-PV 1619					2,867	2,989	3,782	2,425191854								
LIEB-PV 1621					2,684	2,989	3,66	2,392402031								
LIEB-PV 1618									3,29	3,48	3,78	2,576422823				
LIEB-PV 1620													3,172	2,75	4,21	2,591587394
LIEB-PV 1622													3,294	2,81	4,39	2,671887336
LIEB-PV 1624													3,172	2,87	4,45	2,64794033
LIEB-PV 1625													3,172	2,75	4,58	2,674969003
LIEB-PV 1635													3,26	2,95	4,57	2,7012404
MACN 10723									3,2	3,4	4,2	2,658859957				
cnp.pv.cb.93-65									3,33	3,52	4,13	2,676738397				
n	2	2	2	2	4	4	4	4	5	4	5	5	5	5	5	5
media	2,379	2,562	3,904	2,302789872	2,806	2,928	3,752	2,396044851	3,25	3,41	4	2,59571511	3,214	2,82	4,44	2,657524892
desvio	0	0	0	0	0,129	0,075	0,053	0,022878538	0,08	0,11	0,15	0,065362301	0,053	0,08	0,13	0,037043866
valor maximo	2,379	2,562	3,904	2,302789872	2,989	2,989	3,782	2,425191854	3,33	3,52	4,2	2,676738397	3,294	2,95	4,58	2,7012404
valor mínimo	2,379	2,562	3,904	2,302789872	2,684	2,806	3,66	2,362012952	3,11	3,23	3,78	2,496945886	3,172	2,75	4,21	2,591587394

Medidas de la dentición superior de *Asmithwoodwardia subtrigona* A: ancho, L: largo, ln: logaritmo natural

<i>Asmithwoodwardia subtrigona</i>									
	M1			M2			M3		
	A	L	In A x L	A	L	In A x L	A	L	In A x L
MLP 66-V-12-2005	4,1	3,54	2,677	4,819	3,66	2,87003	4,27	3,416	2,6800841
LIEB PV 1626				5,063	3,843	2,96821			
LIEB PV 1628	4,4	3,54	2,7433						
LIEB PV 1630	4,7	3,72	2,8609						
LIEB PV 1632				5,002	3,721	2,92383			
LIEB PV 1627				5,124	3,843	2,98019			
LIEB PV 1629							5,002	3,782	2,9400908
LIEB PV 1634				5,37	3,8	3,01583			
LIEB PV 1636	4,6	3,47	2,7724						
AMNH 28469				5,4	4,1	3,09739			
MACN 10723							5,1	3,07	2,7509181
n	4	4	4	6	6	6	3	3	3
media	4,5	3,57	2,7634	5,1297	3,828	2,97591	4,791	3,423	2,7903643
desvío	0,2	0,09	0,0661	0,2034	0,138	0,07112	0,37	0,291	0,1097509
valor máximo	4,7	3,72	2,8609	5,4	4,1	3,09739	5,1	3,782	2,9400908
valor mínimo	4,1	3,47	2,677	4,819	3,66	2,87003	4,27	3,07	2,6800841

Medidas de la dentición superior e inferior de cf. *Asmithwoodwardia* A: ancho, L: largo, In: logaritmo natural

cf. <i>Asmithwoodwardia</i>								
	p4				m			
	Ancho		L	ln (A max. x L)	Ancho		L	n (A max. x L)
	trig.	tal.			trig.	tal.		
LIEB-PV 1613					3,172	3,233	3,965	2,550916354
MLP 90-II-5-33						4,02	4,52	2,899793896
MLP 90-II-5-84					2,98	3,16	4,22	2,590407156
MLP 90-II-5-69	2,96	2,96	3,74	2,40427488				
MLP 90-II-5-21					2,8	2,98	4,1	2,502910274
n	1	1	1	1	2	3	3	3
media	2,96	2,96	3,74	2,40427488	2,984	3,348	4,201	2,63600692
desvío	0	0	0	0	0,152	0,399	0,205	0,155417204
valor máximo	2,96	2,96	3,74	2,40427488	3,172	4,02	4,52	2,899793896
valor mínimo	2,96	2,96	3,74	2,40427488	2,8	2,98	3,965	2,502910274

cf. <i>Asmithwoodwardia</i>			
	A	L	ln A x L
MLP 90-II-5-27: M3	5,7	3,78	3,07369
MACN 10677: M?	6,6	7,1	3,84716

Medidas de la dentición superior e inferior de *Escribania chubutensis* y superior de *Raulvaccia peligrensis*

A: ancho, L: largo, In: logaritmo natural

<i>Escribania chubutensis</i>												
	m1				m2				m3			
	Ancho		L	In (A max. x L)	Ancho		L	In (A max. x L)	Ancho		L	In (A max. x L)
	trig.	tal.			trig.	tal.			trig.	tal.		
UNPSJB PV 916					7,36	6,9	8,8	4,170811654	6,52	5,4	12,32	4,348593939
MPEF- PV 1860		5,92	6,6	3,662371194	6,72	6,9	8,96	4,121388879				
MLP 93-XII-10-1									6,52	5,4	12,32	4,386098334
MLP 93-XII-10-2					6,4	6,6	8,12	3,987442118				
n		1	1	1	3	3	3	3	1	2	2	2
media		5,92	6,6	3,662371194	6,83	6,8	8,63	4,093214217	6,52	5,84	12,32	4,367346136
desvío		0	0	0	0,4	0,1	0,36	0,07746593	0	0,44	0	0,018752198
valor maximo		5,92	6,6	3,662371194	7,36	6,9	8,96	4,170811654	6,52	6,28	12,32	4,386098334
valor mínimo		5,92	6,6	3,662371194	6,4	6,6	8,12	3,987442118	6,52	5,4	12,32	4,348593939

<i>Escribania chubutensis</i>						
	M2			M3		
	A	L	In A x L	A	L	In A x L
MLP 90-II-12-68	10,02	7,76	4,35357			
MLP 90-II-12-63	9,7	7,32	4,26274	8,76	7,52	4,187762

Medidas de la dentición inferior y superior de *Lamegoia conodonta* A: ancho, L: largo, In: logaritmo natural

<i>Lamegoia conodonta</i>												
	p4				m1				m2			
	Ancho		L	In (A max. x L)	Ancho		L	In (A max. x L)	Ancho		L	In (A max. x L)
	trig.	tal.			trig.	tal.			trig.	tal.		
MN 1463-V									9,86	10,3	11,9	4,80673866
MN 1841-V	9,3	9,32	12,48	4,756289992								
MCT 1487					12,18	11,8	14,4	5,168411394				
MCT 1489	8,04	7,44	10,12	4,398942747								
n	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1
media	8,67	8,38	11,3	4,577616369	12,18	11,8	14,4	5,168411394	9,86	10,3	11,9	4,80673866
desvío	0,63	0,94	1,18	0,178673622	0	0	0	0	0	0	0	0
valor máximo	9,3	9,32	12,48	4,756289992	12,18	11,8	14,4	5,168411394	9,86	10,3	11,9	4,80673866
valor mínimo	8,04	7,44	10,12	4,398942747	12,18	11,8	14,4	5,168411394	9,86	10,3	11,9	4,80673866

<i>Lamegoia conodonta</i>												
	P4			M1			M2			M3		
	A	L	In A x L	A	L	In A x L	A	L	In A x L	A	L	In A x L
MN 1465-V							15,02	10,92	5,099979			
MN 1464-V				12,2	11,22	4,91913						
MN 1842-V	17,1	11,18	5,25437									
MCT 1490										16,02	11,8	5,24024

Medidas de la dentición inferior de *Paulacoutoia protocenica* A: ancho, L: largo, In: logaritmo natural

Paulacoutoia protocenica																
	p4				m1				m2				m3			
	Ancho		L	ln (A max. x L)	Ancho		L	ln (A max. x L)	Ancho		L	ln (A max. x L)	Ancho		L	ln (A max. x L)
	trig.	tal.			trig.	tal.			trig.	tal.			trig.	tal.		
MN 1431-V					5,02	5,34	6,94	3,612527427	6,7	6,92	8,16	4,033659939	7,12	6,34	10,4	4,304713532
MN 1432-V													6,62	5,74	10,42	4,233822406
MN 1433-V													6,34	6,1	9,78	4,127218252
MN 1434-V													6,44	5,9	11,42	4,297894744
MN 1435-V									7,06	7,5	8,28	4,128745989				
MN 1436-V									6,78	6,36	8,04	3,998406185				
MN 1437-V									6,88	6,74	8,02	4,010557074				
MN 1438-V									6,5	6,18	7,96	3,946231177				
MN 1439-V									6,34	6,1	8,38	3,972726683				
MN 1440-V					5,1	5,32	7	3,617383452								
MN 1441-V					5,2	5,54	6,78	3,625971603								
MN 1442-V					5,7	5,95	7,26	3,765771048								
MN 1443-V					5,02	5,4	7,24	3,66602016								
MN 1444-V					5,4	5,48	7,02	3,649868319								
MN 1445-V	4,72	4,38	7,32	3,542419128												
MN 1446-V	5,06	5	7,64	3,654764086												
MN 1447-V	4,5	4,4	6,82	3,423936869												
MN 1448-V	5,1	5	6,26	3,463420725												
MN 1449-V	4,82	4,8	7,46	3,582329342												
MN 1450-V	5,3	5	7,52	3,685272959												
n	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	4	4	4	4
media	4,917	4,763	7,17	3,558690518	5,24	5,505	7,04	3,656257002	6,71	6,63	8,14	4,015054508	6,63	6,02	10,51	4,240912234
desvio	0,291	0,299	0,529	0,103258585	0,267	0,233	0,18	0,057393545	0,26	0,53	0,16	0,063399691	0,35	0,26	0,679	0,082247997
valor maximo	5,3	5	7,64	3,685272959	5,7	5,95	7,26	3,765771048	7,06	7,5	8,38	4,128745989	7,12	6,34	11,42	4,304713532
valor minimo	4,5	4,38	6,26	3,423936869	5,02	5,32	6,78	3,612527427	6,34	6,1	7,96	3,946231177	6,34	5,74	9,78	4,127218252

Medidas de la dentición superior de *Paulacoutoia protocenica* A: ancho, L: largo, ln: logaritmo natural

<i>Paulacoutoia protocenica</i>															
	P3			P4			M1			M2			M3		
	A	L	ln A x L	A	L	ln A x L	A	L	ln A x L	A	L	ln A x L	A	L	ln A x L
MN 1430-V	5,7	6,2	3,56502	7,8	6,2	3,87867	8,1	6,6	3,97893	9,8	8,3	4,398638	8	7	4,02535
MN 1451-V													9,92	7,8	4,34868
MN 1452-V													11,58	7,94	4,52119
MN 1454-V										10,5	8,04	4,431988			
MN 1455-V										10,3	7,56	4,353071			
MN 1456-V										10,4	7,28	4,330775			
MN 1457-V							8,38	6,78	4,03983						
MN 1458-V							8,58	7,12	4,11234						
MN 1459-V							8,62	6,84	4,07687						
MN 1460-V	5,9	6,7	3,67706												
MN 1461-V	6,34	6,7	3,74899												
MN 1462-V										10,3	6,98	4,273249	10,96	7,46	4,40381
MCT 968				7,5	5,1	3,63429	7,7	5,8	3,79908	9,5	6,55	4,130757	10,1	6,55	4,192
MCT 2150										10,3	7,2	4,306225			
MCT 1468				7,7	6,1	3,84951									
MCT 2148							8,1	6,6	3,97893						
n	3	3	3	3	3	3	6	6	6	7	7	7	5	5	5
media	5,98	6,53	3,66369	7,7	5,8	3,78749	8,25	6,62	3,99766	10,2	7,42	4,317815	10,11	7,35	4,29821
desvío	0,27	0,24	0,0757	0,1	0,5	0,10898	0,32	0,41	0,10111	0,33	0,56	0,091096	1,214	0,51	0,17271
valor maximo	6,34	6,7	3,74899	7,8	6,2	3,87867	8,62	7,12	4,11234	10,5	8,3	4,431988	11,58	7,94	4,52119
valor mínimo	5,7	6,2	3,56502	7,5	5,1	3,63429	7,7	5,8	3,79908	9,5	6,55	4,130757	8	6,55	4,02535



1.



escala aprox. 10 mm



2.



escala aprox. 10 mm

1.



2.



3.



4.



5.



6.



7.

escala aprox. 10 mm



8.



9.



10.



11.



1. 2. 3. 4. 5.



6. 7. 8. 9. 10.



11. 12. 13.



14.



15.



16.



1.



2.



3.



4.



5.



6.



1.



2.



3.



4.



5.



6.



7.



8.



9.



10.



11.



12.



13.



14.



15.



1.



2.



3



4.



5.



1.



2.



3.



4.



5.



6.



7.



8.



9.



10.



11.



12.



13.



14.



15.



16.



17.



18.



19.



20.





1.



2.



3.



4.



5.



6.



7.



8.



9.



10.



11.



12.



13.



14.



15.



16.



17.



18.



19.



20.



21.



22.



23.



24.





1.



2.



3.



4.



5.



6.



7.



1.



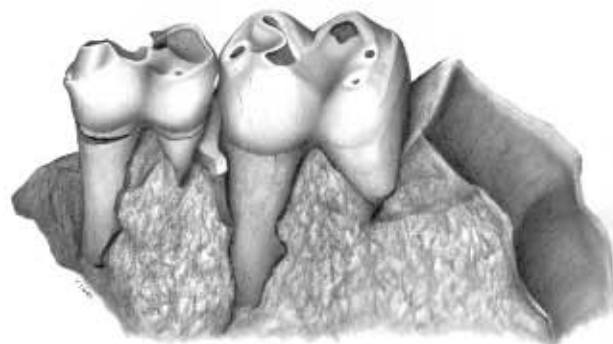
2.



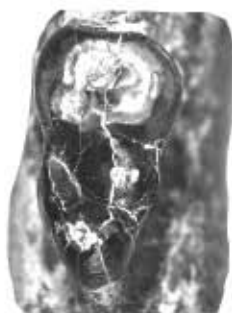
3.

paracónicodo
metacónido
entocónido
hipoconúlido
postcingúlido
paracrístida
protocónido
crístida oblicua
hipocónido

4.



5.



6.

paracónicodo
metacónido
entocrístida
entocónido
hipoconúlido
protocónido
crístida oblicua
hipocónido

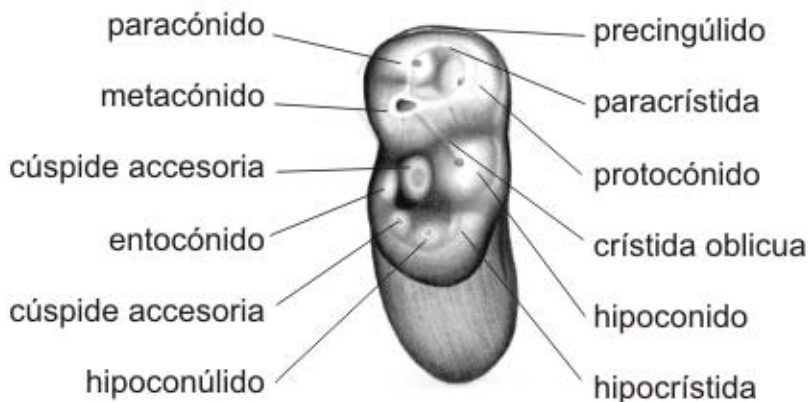
7.



8.



1.



2.



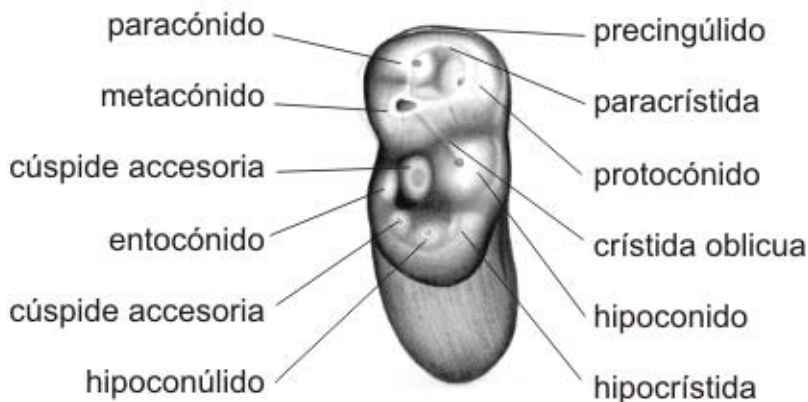
3.



4.



1.



2.



3.



4.



1.



2.



7.



3.



4.



5.



6.



8.



9.



10.



11.



12.



13.



14.



15.



16.



17.



18.



19.



20.



21.



22.



1.



2.



3.



4.



5.



6.



7.



8.



9.



10.



11.





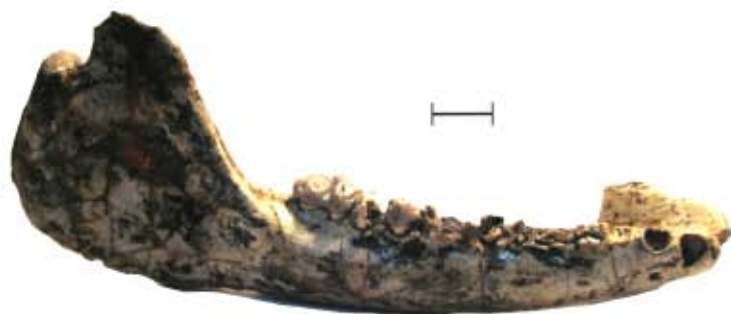
1.



2.



3.



4.



5.



6.



7.



8.



9.



10.



1.



2.



3.



4.



5.



6.



7.



8.



9.



10.



11.



12.



12.



13.



14.



15.



LÁMINA 1

Figura 1.: MACN 10690, holotipo de *Didolodus multicuspis*. Vista labial de un fragmento de maxilar izquierdo con P2-M3.

Figura 2. : Ídem figura 1 en vista oclusal.

LÁMINA 2

Figura 1. : MACN 10689, *Didolodus multicuspis* (material tipo del sinónimo *Didolodus crassicuspis*). Vista oclusal de un fragmento mandibular izquierdo con p2-m3.

Figura 2. : Ídem figura 1 en vista lingual.

Figura 3. : MACN 10736 (a), *Didolodus multicuspis* (material sintipo del sinónimo *Cephanodus colligatus*). Vista oclusal del p3 izquierdo.

Figura 4. : MACN 10736 (b), *Didolodus multicuspis* (material sintipo del sinónimo *Cephanodus colligatus*). Vista oclusal del m3 izquierdo.

Figura 5. : MACN 10736 (c), *Didolodus multicuspis* (material sintipo del sinónimo *Cephanodus colligatus*). Vista oclusal de m3 derecho.

Figura 6. : MACN 10736 (d), *Didolodus multicuspis*. (material en colección ingresado como *Didolodus colligatus*). Vista oclusal del p4 izquierdo.

Figura 7. : MACN 10736 (e), *Didolodus multicuspis* (material sintipo del sinónimo *Cephanodus colligatus*). Vista oclusal de p4 izquierdo.

Figura 8.: MACN A 558, M2 *Didolodus multicuspis* (material tipo del sinónimo *Argyrolambda conulifera*). Vista oclusal del M1 derecho con la porción distolingual rota.

Figura 9.: MACN 10733 *Didolodus multicuspis* (material tipo del sinónimo *Didolodus dispar*). Vista oclusal de M2 derecho con la porción labial rota.

Figura 10.: MACN 10730 *Didolodus multicuspis* (material tipo del sinónimo *Lonchoconus lanceolatus*). Vista oclusal de M1 izquierdo.

Figura 11.: MACN 10725 *Didolodus multicuspis* (material tipo del sinónimo *Nephacodus latigonus*). Vista oclusal del m2 izquierdo.

LÁMINA 3

Figura 1.: MLP 66-V-5-92 (c), *Didolodus multicuspis* P4 derecho.

Figura 2.: MACN 16377, *Didolodus multicuspis* M2 izquierdo.

Figura 3.: MLP 61-VIII-3-208, *Didolodus multicuspis* M3 izquierdo.

Figura 4.: MLP 66-V-5-91, *Didolodus multicuspis* M3 derecho.

Figura 5.: MLP 59-II-24-225, *Didolodus multicuspis* M3 derecho.

Figura 6.: MLP 61-VIII-3-454, *Didolodus* cf. *multicuspis* p2 izquierdo.

Figura 7.: MLP 59-II-24-594, *Didolodus* cf. *multicuspis* p2 derecho.

Figura 8.: MLP 59-II-24-289, *Didolodus multicuspis* p4 derecho.

Figura 9.: MLP 59-II-24-543, *Didolodus multicuspis* p4 derecho.

Figura 10.: MLP 59-II-24-290, *Didolodus multicuspis* p4 derecho.

Figura 11.: MLP 66-V-4-3, *Didolodus multicuspis* m1 derecho.

Figura 12.: MLP 59-II-24-511, *Didolodus multicuspis* m1 derecho.

Figura 13.: MLP 59-II-24-521, *Didolodus multicuspis* m1 izquierdo.

Figura 14.: MLP 59-II-24-452, *Didolodus multicuspis* m3 derecho.

Figura 15.: MLP 59-II-24-97, *Didolodus multicuspis* m3 derecho.

Figura 16.: MLP 52-X-4-1, *Didolodus multicuspis* m2-3 derecho.

Escala aproximada 10 milímetros

LÁMINA 4

Figura 1.: MACN 16375, *Didolodus* cf. *multicuspis*, vista oclusal del m3 derecho.

Figura 2.: MACN 16375, *Didolodus* cf. *multicuspis*, vista oclusal-lingual del m3 derecho.

Figura 3.: MACN 16394, *Didolodus* cf. *multicuspis*, vista labial de un fragmento mandibular derecho con p4-m1.

Figura 4.: MACN 16394, *Didolodus* cf. *multicuspis*, vista oclusal de un fragmento mandibular derecho con p4-m1.

Figura 5.: MACN 16394, *Didolodus* cf. *multicuspis*, vista lingual de un fragmento mandibular derecho con p4-m1.

Figura 6.: MACN 16387, *Didolodus* cf. *multicuspis*, vista oclusal de un fragmento mandibular izquierdo en mal estado de conservación con p4-m2 y la porción mesial del trigónido del m3.

Escala aproximada 10 milímetros.

LÁMINA 5

Figura 1.: AMNH 28473, holotipo de *Didolodus minor*; vista oclusal del M1 izquierdo.

Figura 2.: MLP 52-IX-27-43, *Didolodus minor*; vista oclusal M1 izquierdo.

Figura 3.: MMP 696, *Didolodus minor*; vista oclusal P2-4 derecho.

Figura 4.: MMP 138, *Didolodus minor*; vista oclusal del p3 izquierdo.

Figura 5.: MMP 138, *Didolodus minor*; vista oclusal del p4 izquierdo.

Figura 6.: MMP 138, *Didolodus minor*; vista oclusal del m1 izquierdo.

Figura 7.: MMP 138, *Didolodus minor*; vista oclusal del m1 izquierdo.

Figura 8.: CNP.PV.CB. 93-211, *Didolodus minor*; vista oclusal fragmento del m2? derecho con la porción mesiolingual partida.

Figura 9.: CNP.PV.CB. 93-212, *Didolodus minor*; vista oclusal m3 izquierdo.

Figura 10.: MEF 7857, *Didolodus sp. nov.*; vista oclusal fragmento del M2? derecho sin raíces.

Figura 11. y 12.: MEF 7858, *Didolodus sp. nov.*; vista lingual y oclusal respectivamente del M3? derecho

Figura 13.: MEF 7859, *Didolodus sp. nov.*; vista oclusal del m2? izquierdo.

Figura 14.: MEF 7859b, cf. *Didolodus*; vista oclusal de un fragmento distal de m3 derecho .

Escala aproximada 10 milímetros.

LÁMINA 6

Figura 1.: MACN 10664, holotipo de *Paulogervaisia inusta*, vista oclusal de m3 derecho.

Figura 2.: MACN 10719, *Paulogervaisia inusta* (sintipo del sinónimo *Lambdaconus mamma* = *Paulogervaisia mamma*), vista oclusal de fragmento de maxilar izquierdo con M2-3.

Figura 3.: MACN 10719, *Paulogervaisia inusta* (sintipo del sinónimo *Lambdaconus mamma* = *Paulogervaisia mamma*), vista oclusal de M2 derecho partido labialmente.

Figura 4. y 5.: MACN 10719, *Paulogervaisia inusta* (sintipo del sinónimo *Lambdaconus mamma* = *Paulogervaisia mamma*), vista lingual y oclusal respectivamente de fragmento mandibular derecho con p3-m2.

LÁMINA 7

Figura 1.: MACN 10735, holotipo de *Ernestokokenia nitida*; vista oclusal del m2 izquierdo fragmento de m3 izquierdo partido

Figura 2.: MACN 10722, *Ernestokokenia nitida*; (material tipo del sinónimo *Ernestokokenia marginata*) vista oclusal de un m1 izquierdo.

Figura 3.: MACN 10735, holotipo de *Ernestokokenia nitida*; vista oclusal de un fragmento distal de m3 izquierdo conservando el talónido.

Figura 4.: MLP 61-VIII-3-207, *Ernestokokenia nitida*; vista oclusal de m3 derecho.

Figura 5.: MLP 66-V-5-95, *Ernestokokenia nitida*; vista oclusal de m3 derecho.

Figura 6.: MLP 59-II-24-541, *Ernestokokenia nitida*; vista oclusal de M2 derecho.

Figura 7.: MLP 59-II-24-11, *Ernestokokenia nitida*; vista oclusal de M2 izquierdo.

Figura 8.: MACN 10726, *Ernestokokenia nitida*; (material tipo del sinónimo *Enneoconus parvidens*) M3 derecho.

Figura 9. y 10.: MACN A-10687, holotipo de *Ernestokokenia patagonica*; vista oclusal y distal del M2 izquierdo.

Figura 11.: MACN 10688, *Ernestokokenia patagonica*; (material tipo del sinónimo *Ernestokokenia trigonalis*), vista oclusal del M1 o 2 derecho.

Figura 12.: AMNH 27896, *Ernestokokenia yirunhor*; (fotografía de calcos de la colección Feruglio), vista oclusal del M3 izquierdo

Figura 13.: AMNH 27896, *Ernestokokenia yirunhor*; (fotografía de calcos de la colección Feruglio), vista oclusal del m3 derecho.

Figura 14.: MLP 90-II-5-23, *Ernestokokenia yirunhor*; del m3 derecho.

Figura 15.: MLP 86-V-6-2, *Ernestokokenia* cf. *yirunhor*; m1? Izquierdo.

Figura 16.: MLP 90-II-5-1103, *Ernestokokenia* cf. *yirunhor*; m2 izquierdo

Figura 17.: MLP 90-II-5-1101, *Ernestokokenia* cf. *yirunhor*; M2 izquierdo.

Figura 18.: MLP 90-II-5-1102, *Ernestokokenia* cf. *yirunhor*; M3 izquierdo.

Figura 19.: CF (calcos AMNH 27892a y MACN 11398), *Ernestokokenia chaishoer*; M2? Derecho.

Figura 20.: MLP 90-II-5-1100, *Ernestokokenia chaishoer*; M2 izquierdo.

LÁMINA 8

Figuras 1 a 24 *Asmithwoodwardia subtrigona*. Escala aproximada 5 milímetros

Figura 1.: MACN 10723, sintipo vista oclusal del m2 izquierdo.

Figura 2.: LIEB PV 1616, vista oclusal del p4 izquierdo

Figura 3.: LIEB PV 1617, vista oclusal del m1 derecho

Figura 4.: LIEB PV 1619, vista oclusal del m1 derecho

Figura 5.: LIEB PV 1621, vista oclusal del m1 derecho

Figura 6.: LIEB PV 1615, vista oclusal del m2 derecho

Figura 7.: LIEB PV 1618, vista oclusal del m2 izquierdo

Figura 8.: CNP.PV.CB. 93-65, vista oclusal de m2 izquierdo.

Figura 9.: LIEB PV 1614, vista oclusal de un fragmento mandibular derecho mandíbula con p4-m2

Figura 10.: LIEB-PV 1620, vista oclusal del m3 derecho

Figura 11.: LIEB-PV 1622, vista oclusal del m3 izquierdo

Figura 12.: LIEB-PV 1624, vista oclusal del m3 izquierdo

Figura 13.: LIEB-PV 1625 vista oclusal del m3 derecho

Figura 14.: LIEB-PV 1635, vista oclusal de un fragmento mandibular derecho con m3.

Figura 15.: MLP 66-V-12-2005, vista oclusal de un fragmento de maxilar derecho con P4-M3.

Figura 16.: LIEB PV 1636, vista oclusal del M1 derecho.

Figura 17.: LIEB PV 1628, vista oclusal del M1 izquierdo.

Figura 18.: LIEB PV 1630, vista oclusal del M1 izquierdo.

Figura 19.: LIEB PB 1626, vista oclusal del M2 derecho.

Figura 20.: LIEB PV 1632, vista oclusal del M2 izquierdo.

Figura 21.: LIEB PV 1627, vista oclusal del M2 izquierdo.

Figura 22.: LIEB PV 1634, vista oclusal del M2 izquierdo.

Figura 23.: MACN 10723, sintipo vista oclusal del M3 izquierdo.

Figura 24.: LIEB PV 1629, sintipo vista oclusal del M3 izquierdo.

LÁMINA 9

Figura 1.: LIEB PV 1613, cf. *Asmithwoodwardia subtrigona*; vista oclusal de m1?
izquierdo.

Figura 2.: MLP 90-II-5-33, cf. *Asmithwoodwardia subtrigona*; vista oclusal de m1?
izquierdo.

Figura 3.: MLP 90-II-5-84, cf. *Asmithwoodwardia subtrigona*; vista oclusal de un m1?
izquierdo.

Figura 4.: MLP 90-II-5-69, cf. *Asmithwoodwardia subtrigona*; vista oclusal de un p4
izquierdo.

Figura 5.: MLP 90-II-5-21, cf. *Asmithwoodwardia subtrigona*; vista oclusal de un m2?
Izquierdo.

Figura 6.: MLP 90-II-5-27, cf. *Asmithwoodwardia subtrigona*; vista oclusal M3 izquierdo

Figura 7.: MACN 10677, material tipo de *Archeohyracotherium mediale*; vista oclusal
de dP4 o m?

Escala aproximada 5 milímetros.

LÁMINA 10

Figura 1. y 2: MLP 90-II-12-69, *Raulvaccia peligrensis*; fragmento mandibular izquierdo con m2-3.

Figura 3. y 4.: MLP 90-II-12-70, *Raulvaccia peligrensis*; M1 izquierdo.

Escala aproximada 5 milímetros.

LÁMINA 11

Figura 1.: MLP 93-XII-10-2, *Escribania chubutensis*; vista oclusal de m2 izquierdo

Figura 2.: MLP 90-II-12-63, *Escribania chubutensis*; vista oclusal de fragmento de maxilar derecho con M2-3.

Figura 3 MPEF- PV 1860, *Escribania chubutensis*; vista oclusal de un fragmento mandibular derecho con m1-2.

Figura 4. y 5.: Ídem figura 3 en vista oclusal y lingual respectivamente.

Figura 6.: MLP 93-XII-10-1, *Escribania chubutensis*; fragmento mandibular derecho con m3.

Figura 7. y 8.: Ídem figura 6 en vista oclusal y lingual respectivamente.

Escala aproximada 10 milímetros.

LÁMINA 12

Figura 1. y 2.: MEF – PV 1861, *Escribania* sp. nov.; vista oclusal de un m3 derecho.

Figura 3. y 4.: idem figura 1 en vista lingual.

Escala aproximada 10 milímetros

LÁMINA 13

Figura 1, 2, 7.: *Paulacoutoia protocenica*, MN 1431-V, fragmento mandibular.

Figura 3.: *Paulacoutoia protocenica*, MN 1450-V, p4 izquierdo.

Figura 4.: *Paulacoutoia protocenica*, MN 1445-V, p4 derecho.

Figura 5.: *Paulacoutoia protocenica*, MN 1443-V, m1 izquierdo.

Figura 6.: *Paulacoutoia protocenica*, MN 1442-V, m1 derecho.

Figura 8.: *Paulacoutoia protocenica*, MN 1435-V – II, m2 derecho.

Figura 9. *Paulacoutoia protocenica*, MN 1438-V, m2 derecho.

Figura 10.: *Paulacoutoia protocenica*, MN 1432-V, m3 derecho.

Figura 11.: *Paulacoutoia protocenica*, MN 1433-V, m3 izquierdo.

Figura 12.: *Paulacoutoia protocenica*, MN 1443-V, maxilar.

Figura 13.: *Paulacoutoia protocenica*, MCT 1468-M, P4.

Figura 14.: *Paulacoutoia protocenica*, MN 1457-V, M1 derecho.

Figura 15.: *Paulacoutoia protocenica*, MN 1458-V, M1 izquierdo.

Figura 16.: *Paulacoutoia protocenica*, MCT 2150-M, M2 derecho.

Figura 17.: *Paulacoutoia protocenica*, MN 1462-V, M2-3 derecho.

Figura 18.: *Paulacoutoia protocenica*, MN 1452-V, M3 izquierdo.

Figura 19 y 21.: *Paulacoutoia protocenica*, AMNH 55386, astrágalo derecho en vista dorsal y plantar respectivamente.

Figura 20 y 22.: *Paulacoutoia protocenica*, MCT 443, astrágalo derecho en vista dorsal y plantar respectivamente.

Escala aproximada 10 milímetros.

LÁMINA 14

Figura 1.: MCT 1489, *Lamegoia conodonta*; vista oclusal de p4 izquierdo

Figura 2.: MN 1463V, *Lamegoia conodonta*; vista oclusal de m2 izquierdo

Figura 3.: MCT 1486, *Lamegoia conodonta*; vista oclusal de fragmento de molar inferior (probablemente un m3) izquierdo con el trigónido completo y parte del talónido conservando el hipocónido y la sección lingual a esta cúspide

Figura 4.: MCT 1487, *Lamegoia conodonta*; vista oclusal de m1 izquierdo.

Figura 5.: MN 1464V, *Lamegoia conodonta*; vista oclusal de M1 izquierdo.

Figura 6.: MN 1465V, *Lamegoia conodonta*; vista oclusal de M2 derecho.

Figura 7.: MCT 1490, *Lamegoia conodonta*; vista oclusal de M3 izquierdo.

Figura 8.: MN 1864V, vista oclusal de un fragmento indeterminado de diente.

Figura 9. y 10 : MCT PV 1359, vista dorsal y plantar respectivamente de astrágalo derecho reasociado a *Lamegoia conodonta*.

Figura 11.: MCT PV 1357, vista dorsal de calcáneo derecho reasociado a *Lamegoia conodonta*.

Ambas escalas 10 milímetros aproximadamente.

LÁMINA 15

Figura 1. y 2.: MLP 12-1481, material tipo de *Xesmodon langi*; vista dorsal y palatal de un craneo parcialmente conservado.

Figura 3.: idem figura 1, vista oclusal de M2-3 izquierdo.

Figura 4.: MLP 12-1732, material tipo de *Megacrodon planus*; vista labial porción mandibular derecha con los alvéolos y restos del m2 y el m3. Mesialmente con la sínfisis y parte de la porción anterior de la rama izquierda con los alvéolos de los incisivos, el canino, los p1-2.

Figura 5.: idem figura 4, vista oclusal m3 izquierdo.

Figura 6.: MLP 12-1743, material tipo de ?*Xesmodon prolixus*; (= *Megacrodon prolixus*) vista labial de un fragmento mandibular izquierdo con p3-4.

Figura 7.: idem figura 6, vista oclusal desde el sector lingual.

Figura 8.: MLP 12-2169, material tipo de *Decaconus lanciformis*, (= *Polyacrodon lanciformis*) vista oclusal de M2? Izquierdo.

Figura 9.: MLP 12-2169, *Polymorphis lechei*; (material tipo de *Polyacrodon ligatus*) vista oclusal de M2 derecho.

Figura 10.: *Salladolodus deuterotheroides*, vista oclusal de P4-M1 izquierdo

Todas las escalas 10 milímetros aproximadamente.

LÁMINA 16

Figura 1 y 2.: MLP 59-II-24-215, astrágalo derecho en vista plantar y dorsal.

Figura 3 y 4.: MLP 59-II-24-578, astrágalo derecho en vista plantar y dorsal.

Figura 5 y 6.: MLP 59-II-24-213, astrágalo derecho en vista plantar y dorsal.

Figura 7 y 8.: MLP 59-II-24-504, astrágalo izquierdo en vista plantar y dorsal.

Figura 9 y 10.: MLP 56-XII-18-199, astrágalo derecho en vista plantar y dorsal.

Figura 11 y 12.: MLP 56-XII-18-200, astrágalo derecho en vista plantar y dorsal.

Figura 13 y 14.: MLP 56-XII-18-198, astrágalo izquierdo en vista plantar y dorsal.

Figura 15 y 16.: MLP 56-XII-18-201, astrágalo izquierdo en vista plantar y dorsal.

Escala aproximada 10 milímetros.